

Линия
Жизни

Биология

11

БАЗОВЫЙ
УРОВЕНЬ





Базовый уровень

Учебник

Под редакцией
В. В. Пасечника

Допущено
Министерством просвещения
Российской Федерации

5-е издание, стереотипное

Москва
«ПРОСВЕЩЕНИЕ»
2023

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28.0я721
Б63

Серия «Линия жизни» основана в 2005 году

Авторы:
д-р пед. наук **В. В. Пасечник**, д-р биол. наук **А. А. Каменский**,
д-р биол. наук **А. М. Рубцов**, канд. пед. наук **Г. Г. Швецов**,
канд. пед. наук **З. Г. Гапонюк**

Получены **положительные** заключения **научной** (заключение РАО № 1183 от 30.11.2016 **педагогической** (заключение РАО № 1074 от 21.11.2016 г.) и **общественной** (заключе РКС № 524-ОЭ от 19.12.2016 г.) экспертиз.

Б63 **Биология** : 11-й класс : базовый уровень : учебник / В. В. Пасечник, А. А. Каменский, А. М. Рубцов [и др.] ; под ред. В. В. Пасечника. — 5-е изд., стер. — Москва : Просвещение, 2023. — 272 с. : ил. — (Линия жизни).
ISBN 978-5-09-103625-1.

Учебник «Биология» для 11 класса (под ред. В. В. Пасечника) для общеобразовательных организаций полностью соответствует базовому уровню содержания образования в старшей школе. Этот учебник (совместно с учебником «Биология» для 10 класса) завершает линию учебно-методических комплектов «Линия жизни», разработанную авторским коллективом под руководством В. В. Пасечника. Он выполняет функцию одного из инструментов достижения образовательных результатов по биологии в соответствии с требованиями ФГОС СПОО. Разнообразие заданий, деятельностный блок «Моя лаборатория» позволяют отрабатывать широкий спектр необходимых умений и компетенций.

УДК 373.167.1:57+57(075.3)
ББК 28.0я721

Учебное издание

Серия «Линия жизни»



Пасечник Владимир Васильевич
Каменский Андрей Александрович
Рубцов Александр Михайлович
Швецов Глеб Геннадьевич
Гапонюк Зоя Георгиевна

БИОЛОГИЯ

11 класс

Базовый уровень

Учебник

Центр биологии и естествознания

Ответственный за выпуск *Д. Р. Вайнштейн*. Редактор *А. В. Евсеев*. Художники *В. С. Давыдо П. А. Жиличкин*. Художественный редактор *А. В. Щербаков*. Внешнее оформление и макет *О. Г. Ивановой*. Компьютерная вёрстка и техническое редактирование *Т. А. Поповой* Корректоры *Т. Н. Хижняк, И. В. Чернова*

Подписано в печать 26.01.2023. Формат 84×108/16. Гарнитура NewtonCSanPin.
Уч.-изд. л. 19,77. Усл. печ. л. 28,56. Доп. тираж 2600 экз. Заказ № 75204СМ.

Акционерное общество «Издательство «Просвещение».
Российская Федерация, 127473, г. Москва, ул. Краснопролетарская, д. 16, стр. 3, этаж 4, помещение I.

Адрес электронной почты «Горячей линии» — **vopros@prosv.ru**

Отпечатано в филиале «Смоленский полиграфический комбинат»
АО «Издательство «Высшая школа». Российская Федерация,
214020, г. Смоленск, ул. Смольянинова, 1.
Тел.: +7 (4812) 31-11-96. Факс: +7 (4812) 31-31-70.
E-mail: spk@smolpk.ru http://www.smolpk.ru

ISBN 978-5-09-103625-1

ДОРОГИЕ ДРУЗЬЯ!

Пришло время обобщить все те знания о живых организмах, которые вы получили в предыдущих классах. В текущем учебном году вам предстоит изучить некоторые общебиологические закономерности, связанные с функционированием биологических систем на различных уровнях организации живого. Кроме того, вы сможете подвести определённые итоги своей работы за весь период изучения курса биологии средней школы. Как и в предыдущие годы, вашим помощником на этом пути будет учебник.

Текст учебника разделён на главы и параграфы. Нужный вам раздел вы найдёте по **оглавлению** или по названию в верхней части страницы. Помещённый в конце **указатель терминов** также поможет вам найти интересующую вас информацию. Прочитайте название главы, вводный текст и перечень того, что вы узнаете и чему научитесь. Это поможет вам понять, на что именно из представленного материала нужно обратить особое внимание.

Перед каждым параграфом в рубрике **ВСПОМНИТЕ** помещены вопросы, ответив на которые вы вспомните всё, что было изучено ранее, — это позволит лучше понять и усвоить новый материал.

Термины, которые нужно запомнить, напечатаны **жирным шрифтом**, а те из них, на которые необходимо обратить особое внимание, — *наклонным шрифтом* (*курсивом*). Внимательно рассмотрите и изучите иллюстрации, прочитайте подписи к ним — это поможет вам лучше понять содержание текста.

В конце параграфов в блоке *МОЯ ЛАБОРАТОРИЯ* в рубрике **Это интересно** приведён дополнительный материал для углублённого изучения ( ), а также даны ссылки на дополнительные источники информации: печатные издания, электронные образовательные ресурсы, представленные на компакт-дисках (CD) и/или в Интернете.

Необходимым условием успешного овладения знаниями является выполнение лабораторных работ. Они указаны в рубрике **Проводим исследование** и отмечены значком . Сами работы помещены в разделе *Лабораторный практикум* (приложение на с. 259).

Рекомендации, помещённые в рубрике **Шаги к успеху** и отмеченные значком , помогут вам повысить эффективность обучения, успешнее достигать поставленных целей.

В конце каждого параграфа знаком выделены новые для вас понятия. Их нужно запомнить и уметь объяснить. Эти слова могут стать

основой для формирования поискового запроса в Интернете по интер
сующей вас теме.

Обязательно отвечайте на вопросы, находящиеся в рубри **Тренируемся**, обозначенные значком . Вопросы повышенной сло ности, приведённые в рубрике **ПОДУМАЙТЕ**, а также задания из рубри **Совершенствуемся**, отмеченные значком , должны научить вас ан лизировать и систематизировать изучаемый материал, работать с разны видами информации и находить пути практического применения получе ных знаний.

Задания, помещённые в рубрике **Обсуждаем** и отмеченные значк , рекомендованы для обсуждения с одноклассниками и/или учит лем.

Желаем вам успехов в учёбе и новых открытий в интересном и ра нообразном мире живой природы!

Автор

ГЛАВА 1
ОРГАНИЗМЕННЫЙ УРОВЕНЬ

Гуго де Фриз

Всё многообразие жизни, представленное на нашей планете, включает огромное количество одноклеточных и многоклеточных организмов, обладающих основными жизненными свойствами. При этом каждый из организмов может быть изучен как единая биологическая система со свойственными ей механизмами согласованного функционирования слагающих её частей (тканей, органов и их систем). На организменном уровне изучаются вопросы морфологической (структурной) и функциональной организации различных живых существ, включая особенности их размножения и развития, закономерности наследования признаков и изменчивости.

ВЫ УЗНАЕТЕ:

- об особенностях организма как биологической системы;
- о взаимосвязи структур организма как основе его целостности и об обеспечивающих эту целостность механизмах (процессах);
- об особенностях размножения и развития организмов (на примере растений и животных);
- о закономерностях наследственности и изменчивости организмов и методах их изучения.

ВЫ НАУЧИТЕСЬ:

- пользоваться биологической терминологией и символикой в процессе характеристики организменного уровня организации живого;
- владеть основными методами научного познания, используемыми для изучения организмов растений и животных как биологических систем, и объяснять результаты биологических экспериментов по их изучению;
- решать элементарные биологические задачи, связанные с наследованием признаков у различных организмов, включая человека.

§ 1 Организменный уровень: общая характеристика. Размножение организмов

Вспомните:

1. Что такое размножение?
2. Как размножаются бактерии, грибы, растения и животные?
3. Какой процесс лежит в основе размножения у организмов, имеющих клеточное строение?
4. Чем половые клетки отличаются от соматических?

Организменный уровень: общая характеристика. На организменном уровне в биологии **особь** изучается как единая система со свойственными ей механизмами согласованного функционирования структурных компонентов в процессе осуществления жизнедеятельности. Так как в данном случае в качестве объекта исследования могут выступать либо многоклеточные, либо одноклеточные организмы, то и изучаемые структуры, обеспечивающие жизнедеятельность организма, могут быть разные (рис. 1).

Особенности строения и жизнедеятельности одноклеточных живых существ во многом могут быть рассмотрены с позиций клеточного уровня организации живого, поскольку именно клетка является основным структурным компонентом любого организма. Из клеток, в свою очередь, состоят ткани и органы многоклеточных животных, грибов и растений, особенности анатомического и



Рис. 1. Одноклеточные и многоклеточные организмы

морфологического строения которых, а также процессы их жизнедеятельности и многообразие были детально рассмотрены в курсе биологии в средней школе.

Давайте попробуем обобщить имеющиеся у вас представления об основных процессах жизнедеятельности, протекающих на организменном уровне. Особое внимание следует уделить процессам размножения и развития, а также основным закономерностям, связанным с наследованием признаков и их изменчивостью.

Способы размножения. Размножение обеспечивает непрерывность существования организмов и преемственности жизни. Разные способы размножения подразделяются на два основных типа: бесполое и половое. Для организмов, обладающих клеточным строением, в основе всех форм размножения лежит деление клетки.

Размножение — это способность живых организмов воспроизводить себе подобных, обеспечивающая непрерывность и преемственность жизни.

Древнейшим способом размножения на нашей планете было **бесполое размножение**, которое мы и сейчас можем наблюдать у бактерий (рис. 2). Главная особенность такого размножения заключается в том, что в этом процессе участвует только одна особь и размножение происходит за счёт *соматических клеток*, т. е. клеток её тела.

В бесполом размножении может участвовать одна клетка — таковы, например, деление амёбы надвое, множественное деление клетки возбудителя малярии (споровика малярийного плазмодия) или образование спор у растений. Но

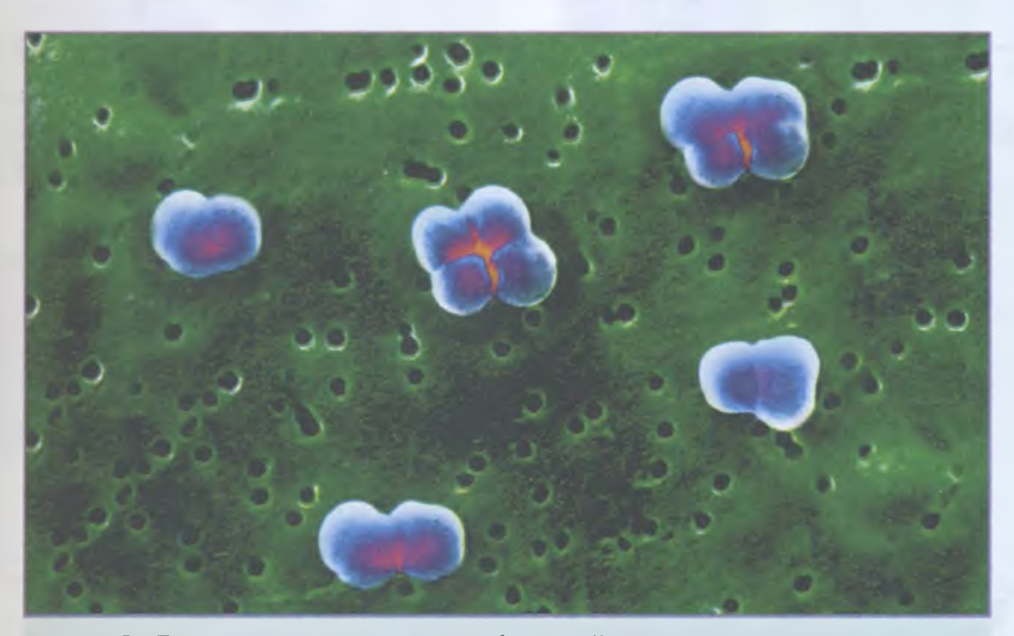


Рис. 2. Бесполое размножение у бактерий (на примере представителей рода *Sarcina*)

иногда бесполое размножение осуществляется за счёт деления группы клеток многоклеточного организма. К такой разновидности бесполого размножения можно отнести размножение растений (рис. 3) вегетативными органами (клубнем, луковицей, корневищем), делением тела на фрагменты (водоросль спирогира) или почкование некоторых животных (гидра).

Половое размножение. Хотя у разных систематических групп организмов половое размножение имеет свои особенности, его главным свойством является то, что во время *полового процесса* происходит объединение генетического материала от двух родительских организмов. В результате этого у потомков можно наблюдать комбинации свойств, отсутствующие у родительских форм. При половом процессе происходит слияние двух специализированных клеток — **гамет.** Эти клетки, как правило, содержат одинарный (n, т. е. **гаплоидный**) набор хромосом, а после слияния их ядер восстанавливается двойной ($2n$, т. е. **диплоидный**) набор хромосом, характерный для соматических клеток организма.

Гаметы формируются в особых органах мужской и женской особей. Например, у самцов животных половые клетки формируются в *семенниках*, а у самок — в *яичниках*. Среди примитивных животных достаточно много видов, особи которых являются **гермафродитами**, т. е. у них в равной степени развиты и мужские, и женские половые системы. Гермафродиты широко

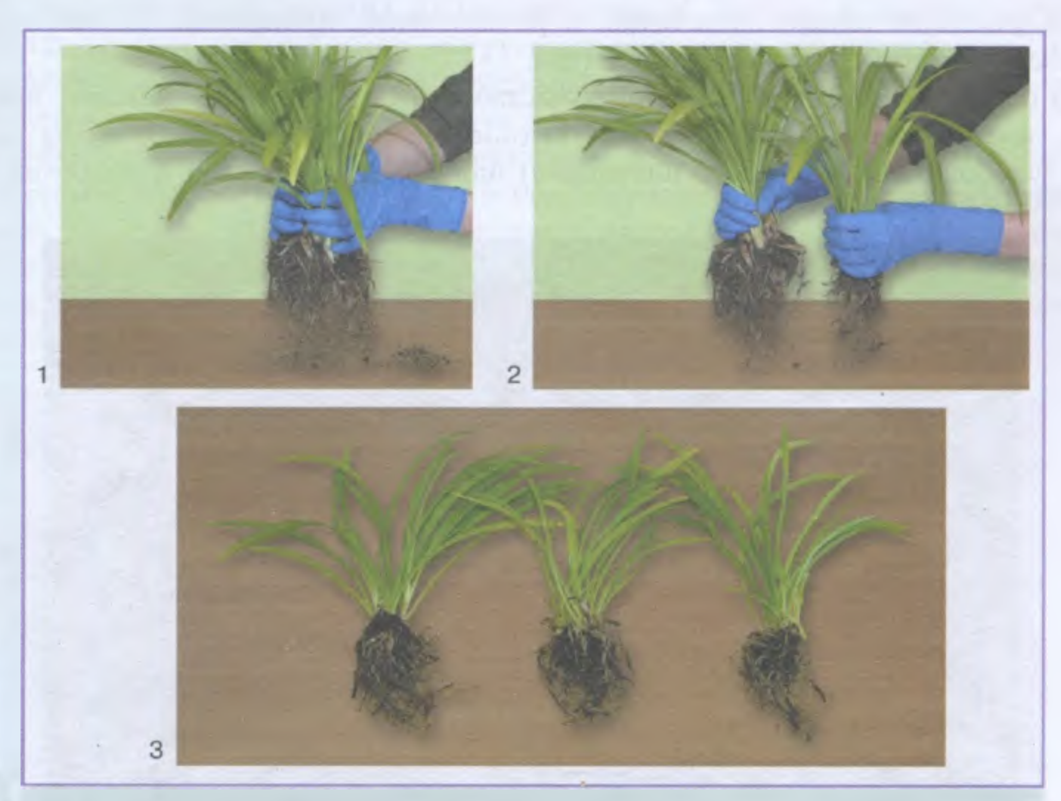


Рис. 3. Бесполое размножение у многоклеточных организмов: *1* — растение хлорофитум хохлатый, *2* — разделение побегов хлорофитума, *3* — высаживание каждого побега отдельно

представлены в таких группах, как кишечнополостные, плоские и кольчатые черви, брюхоногие моллюски, хотя среди таковых, конечно же, имеются и раздельнополые виды.

А вот у более продвинутых животных, например насекомых, головоногих моллюсков и позвоночных, гермафродитизм уже крайне редок. Но почему? Скорее всего потому, что, когда организм содержит две половые системы, которые не добывают энергию, а лишь потребляют её (причём в больших количествах), он не может развивать никакие другие системы органов, в том числе и нервную, от которой зависит сложность поведения. Возможно, именно поэтому те животные, которые пошли по пути развития нервной системы, «предпочли» раздельнополость гермафродитизму.

Значение разных видов размножения. Бесполое размножение имеет ряд преимуществ перед половым. Для его осуществления требуется меньше временных и энергетических затрат: оно не требует поиска полового партнёра и позволяет быстро увеличить численность особей данного вида в благоприятных условиях. Однако, как правило, при этом все потомки, развившиеся из клеток материнской особи, будут одинаковы по своему генетическому аппарату, т. е. генетическое разнообразие в данном случае практически исключено. Всё это очень тормозит эволюционный процесс — хотя очень важно для человеческой деятельности, в частности для практических нужд сельского хозяйства.

А вот при половом размножении каждое следующее поколение сочетает в себе признаки и отцовской, и материнской линий, что приводит к увеличению многообразия и устойчивости к неблагоприятным воздействиям. По этой причине подавляющее число видов живых существ, обитающих на Земле, постоянно или периодически размножаются половым способом.

ОСОБЬ • БЕСПОЛОЕ И ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ • ГАПЛОИДНЫЙ И ДИПЛОИДНЫЙ НАБОР ХРОМОСОМ • ГАМЕТЫ • ГЕРМАФРОДИТИЗМ



ПОДУМАЙТЕ

1. Почему бесполое размножение, требующее меньших временных и энергетических затрат, не смогло вытеснить половое в процессе эволюции?
2. Какие направления биологической науки занимаются изучением процессов размножения и развития организмов?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие виды размножения вам известны? Приведите примеры организмов, использующих разные формы размножения.
2. В чём особенность и биологический смысл гермафродитизма? Можно ли считать этот способ размножения успешным? Почему у млекопитающих гермафродиты встречаются крайне редко?
3. Приведите примеры растений, способных размножаться вегетативно: луковицами, корневищем, клубнем, черенком стебля.
4. Высшие растения используют споры для бесполого размножения. А для чего необходимы споры бактериям?



Совершенствуемся

1. Рассмотрите обе гипотезы о возникновении полового размножения, представленные ниже, и выскажите мнение, какая из них, на ваш взгляд, более реалистична. Свой ответ обоснуйте.

По мнению учёных, половой процесс появился около 1,2 млрд лет назад. Но как он возник? По одной из теорий одна клетка могла съесть другую, но не переварила её гены, т. е. ДНК, а встроила эту ДНК в свой генетический аппарат. Если это дало «каннибалу» какие-то преимущества, то его потомки также стали встраивать в свой геном ДНК себе подобных.

Согласно другой гипотезе на ранних стадиях эволюции во время полового процесса две особи обменивались генетическим материалом, как это происходит сейчас у инфузории-туфельки. Количество особей при этом не увеличивается, но каждый участник данного процесса получил от партнёра новые гены.

Обмениваясь участками ДНК, бактерии «научились» передавать друг другу устойчивость к различным внешним воздействиям. Кстати, они и сейчас часто это делают — например, передают друг другу гены устойчивости к антибиотикам. Поэтому в настоящее время многие прежде надёжные лекарства стали бесполезными.

2. Предложите схему, отражающую способы размножения. Проиллюстрируйте её примерами. Задание также можно выполнить в форме презентации.

Это интересно



Способы бесполого размножения. Размножение делением. Основной способ бесполого размножения у одноклеточных организмов — это деление родительской клетки. Таким путём размножаются бактерии, одноклеточные водоросли и многие простейшие, образуя две клетки из одной исходной (вспомните: какие типы деления клетки вам известны?). Некоторые многоклеточные организмы могут размножаться делением тела (фрагментацией) на несколько частей, причём из каждой части вырастает полноценный организм, во всём сходный с родительской особью (плоские и кольчатые черви, иглокожие).

Размножение спорами. Большинство растений способно к бесполому размножению спорами (рис. 4). Споры растений отличаются по строению и выполня-

Рис. 4. Спорообразование у растений (на примере мхов): *1* — верхушка гаметофита (растения, производящего половые клетки), *2* — мужской половой орган антеридий со спермиями, *3* — женский половой орган архегоний с яйцеклеткой, *4* — дробление зиготы, *5* — молодой спорофит (растение, производящее споры), *6* — прорастание спорофита, *7* — выход спор, *8* — спора, попавшая в почву, *9* — прорастание споры, *10* — молодой гаметофит

емым функциям от спор бактерий, которые, как правило, используют их для собственного сохранения в неблагоприятных условиях. У растений споры — это клетки, содержащие одинарный (гаплоидный) набор хромосом и имеющие специальные защитные оболочки. Учитывая это обстоятельство, можно утверждать, что дочерние особи, развивающиеся из спор, не являются полной генетической копией материнского организма. Например, у мхов споры созревают в особых коробочках на верхушках женских растений, а у папоротника — на обратной стороне листьев.

Бесполое размножение с помощью одноклеточных спор также свойственно различным грибам и водорослям. Во многих случаях их споры образуются путём митоза в огромных количествах. При прорастании в благоприятных условиях они полностью воспроизводят материнский организм и сами приступают к размножению. Например, интенсивное развитие из спор злостного вредителя паслёновых растений, фитофторы, способно в кратчайшие сроки полностью погубить урожай томатов, а также картофеля в овощных хозяйствах или на приусадебном участке садовода-любителя.

Размножение почкованием. Этот способ бесполого размножения характерен для многих грибов (дрожжи), печёночных мхов и даже для многоклеточных животных (губки, кишечнополостные, некоторые черви и др.). Во время почкования на теле родительского организма образуется утолщение, которое постепенно превращается в полноценную дочернюю особь (рис. 5).

Обычно такой способ размножения осуществляется при благоприятных условиях обитания. Например, дрожжи в таких условиях способны образовывать огромные колонии, которые осуществляют интенсивное брожение. Человек использует это свойство дрожжей в различных биотехнологических процессах (хлебопечение, виноделие и т. п.).

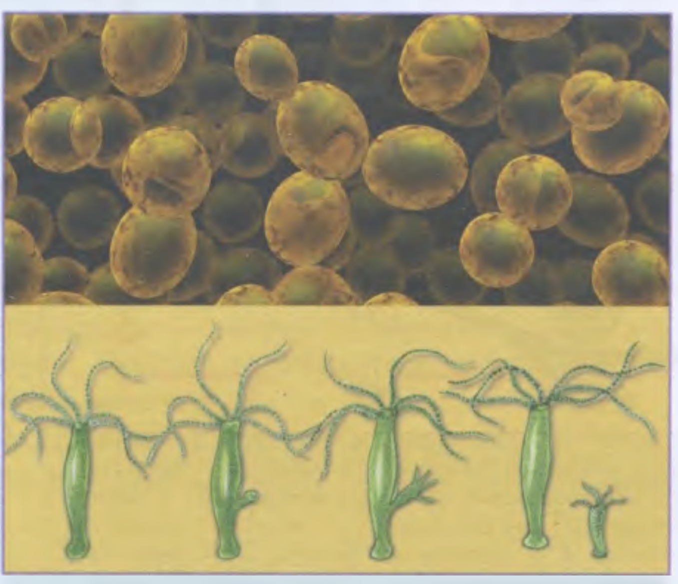


Рис. 5. Почкование у дрожжей (*вверху*) и гидры (*внизу*)

Вегетативное размножение. При таком способе размножения дочерний организм развивается из какого-либо вегетативного органа или даже его части. У водорослей и грибов такое размножение происходит путём отделения неспециализированных участков тела (таллома) или посредством образования специализированных участков (выводковые почки и др.). Но особенно часто этот способ встречается у растений, имеющих вегетативные органы (см. рис. 6 на с. 13).

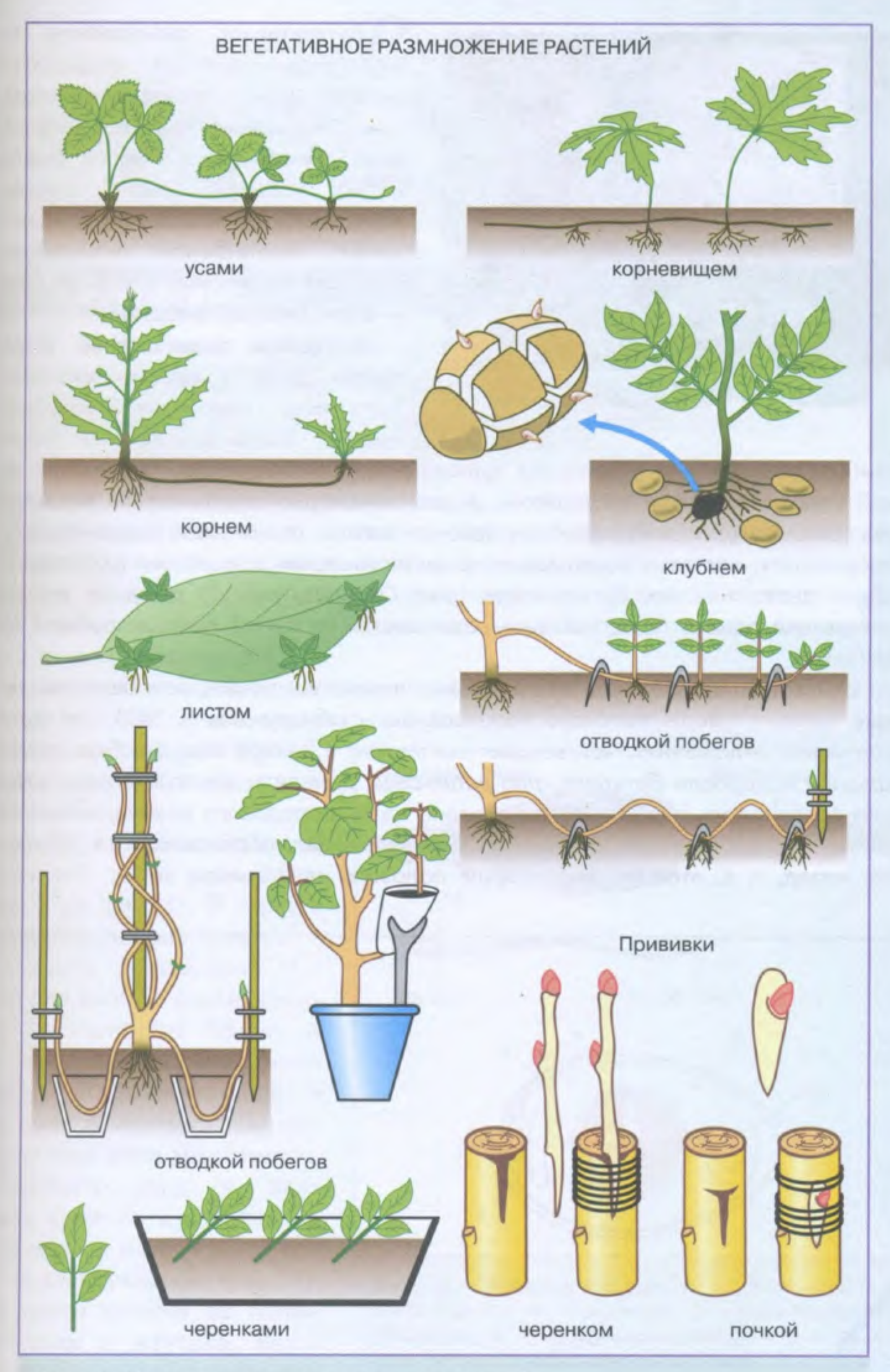


Рис. 6. Вегетативное размножение растений



Рис. 7. Девятипоясный броненосец

Вегетативное размножение может осуществляться посредством побега или его производных: отводков (смородина), черенков (тополь), усов (земляника), клубней (картофель), корневищ (ирис), луковиц (лук, чеснок, тюльпан). Возможно также вегетативное размножение при помощи корней (малина, слива) и корнеклубней (георгин).

Бесполое размножение встречается даже у высших животных. Например, своеобразной разновидностью такого размножения можно считать образование у человека однояйцевых близнецов при разделении одной оплодотворённой яйцеклетки. А для некоторых американских броненосцев (сем. *Dasypodidae*) подобное деление зиготы, получившее название «полиэмбриония», является нормальным физиологическим процессом. Как правило, самки девятипоясных броненосцев (род *Dasypus*, рис. 7) рождают четырёх детенышей одного пола, которые развиваются из одной оплодотворённой яйцеклетки.

Считается, что половое размножение появилось позже, чем бесполое. Самые древние следы полового процесса были обнаружены в 2000 г. в протерозойских отложениях, чей возраст составляет 1,2 млрд лет. Это были гаметы красной водоросли *Bangiomorpha pubescens*. Данная водоросль считается первым организмом, для которого доказано наличие полового размножения. Следы же бесполого размножения найдены в породах, образовавшихся 3,8 млрд лет назад, т. е. этот процесс старше полового на 2,6 млрд лет.

Развитие половых клеток. Оплодотворение

§2

Вспомните:

1. Что такое мейоз? Где он происходит у разных организмов?
2. Для каких организмов характерно двойное оплодотворение?
3. У кого наблюдается самооплодотворение?

Половые клетки. Половое размножение свойственно прежде всего эукариотическим организмам, в клетках которых имеются ядра. Разумеется, у живых существ, относящихся к разным систематическим группам, образующиеся половые клетки сильно различаются по форме и строению. Мало того, половые клетки мужских и женских особей одного вида, как правило, также сильно различаются.

Яйцеклетки всегда крупнее сперматозоидов, поскольку содержат запас питательных веществ. Самые крупные женские половые клетки обнаружены у рыб, земноводных, рептилий и птиц. Например, яйцо курицы, представляющее собой, по сути, яйцеклетку с питательными веществами, имеет в диаметре около 3 см (рис. 8). У страуса женская гамета ещё больше — её диаметр составляет 14—20 см (это вообще самые крупные яйцеклетки на Земле). А вот диаметр яйцеклетки большинства млекопитающих, в том числе и человека, составляет десятые доли миллиметра.

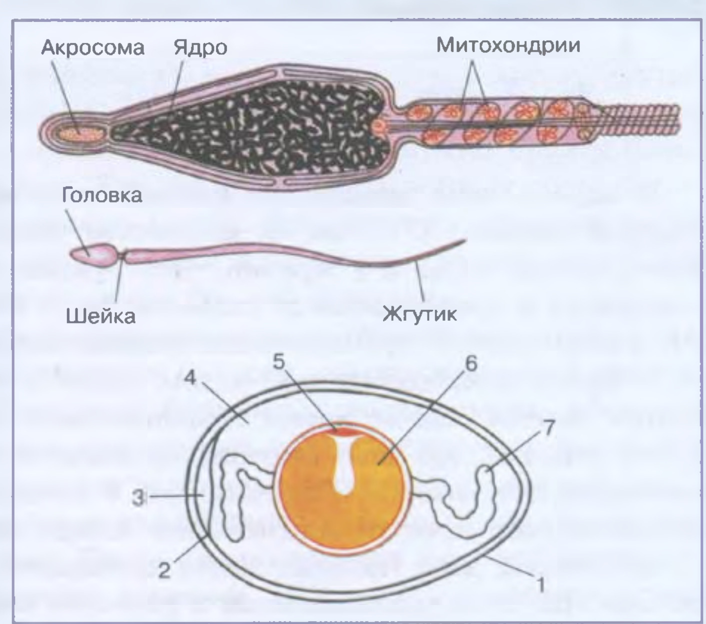


Рис. 8. Строение яйцеклетки и сперматозоида. Яйцо курицы: *1* — скорлупа, *2* — подскорлуповая оболочка, *3* — воздушная камера, *4* — белковая оболочка, *5* — зародышевый диск, *6* — желток, *7* — канатик

Сперматозоиды у всех живых существ подвижны и очень малы: в тысячи раз меньше, чем яйцеклетки (рис. 8). Эти гаметы состоят из головки, шейки и жгутика, который необходим для движения сперматозоида.

Развитие половых клеток. Процесс образования и развития половых клеток называют **гаметогенезом.** Этот процесс присутствует в жизненном цикле ряда простейших, водорослей, грибов, споровых и голосеменных растений, а также многоклеточных животных, у которых он достаточно подробно изучен. У человека и многих позвоночных животных образование яйцеклеток происходит в яичниках (**оогенез**), а сперматозоидов — в семенниках (**сперматогенез**). В половых железах различают три зоны, где последовательно проходят этапы созревания гамет (рис. 9).

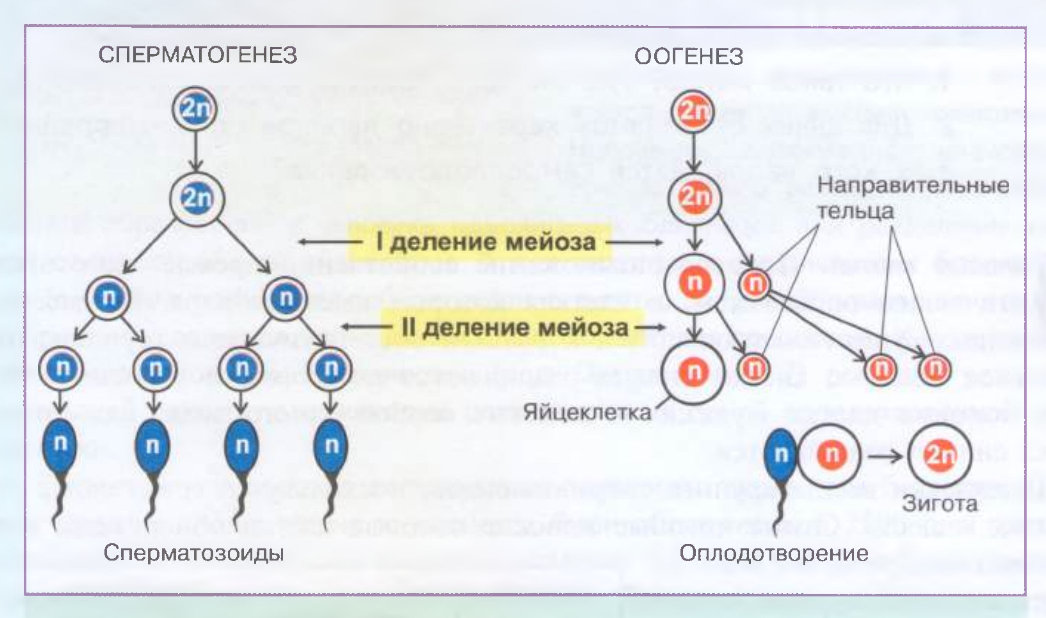


Рис. 9. Фазы гаметогенеза (схема)

В *первой зоне* происходит (посредством митоза) размножение *первичных половых клеток*, т. е. там их количество увеличивается. У самцов млекопитающих, в том числе и у мужчин, этот процесс начинается с момента полового созревания и продолжается до старости. Всего в течение жизни в организме мужчины формируется огромное число сперматозоидов — приблизительно 10^{12} клеток.

У самок млекопитающих, в том числе и у женщин, первичные половые клетки делятся ещё во время эмбрионального развития, т. е. до момента рождения девочки. Но зато будущих яйцеклеток запасается в избытке — около миллиона, из которых окончательно в течение детородного периода жизни женщины созревают приблизительно четыре сотни.

Во *второй зоне* половых желёз происходит рост будущих гамет. Особенно сильно при этом увеличиваются в размерах будущие яйцеклетки.

В *третьей зоне* происходит созревание половых клеток и мейоз, который, как вы помните, представляет собой особый вид деления клеток, при котором число хромосом в дочерних клетках уменьшается в два раза. Это необходимо для сохранения постоянства числа хромосом в клетках организма при половом размножении.

Приведём пример: в соматических клетках человека содержится диплоидный набор хромосом, т. е. 46 хромосом, из которых 23 он получил от отца и 23 — от матери. Новый человеческий организм возникает в момент слияния ядер яйцеклетки и сперматозоида. Но если в этих ядрах будет, как в соматических клетках, по 46 хромосом, то в клетках будущего человека получится 92 хромосомы! А для того чтобы это число равнялось 46, необходимо уменьшить число хромосом в гаметах до 23. Тогда при оплодотворении восстановится обычный для *Homo sapiens* диплоидный набор хромосом.

В процессе сперматогенеза все четыре клетки, образовавшиеся при мейозе, становятся сперматозоидами. При этом их ядра уменьшаются, формируется орган проникновения (акросома), а на противоположном конце клетки появляется жгутик.

При оогенезе всё происходит по-другому. Во время деления первичных половых клеток цитоплазма распределяется неравномерно и только одна клетка из четырёх образовавшихся при мейозе получается жизнеспособной. Три остальные превращаются в особые **направительные тельца**, которые дают возможность нормально пройти мейозу и сбросить излищний наследственный материал, а также обеспечить яйцеклетку запасом питательных веществ.

Половой процесс. Процесс слияния ядер половых клеток, который приводит к образованию первой соматической клетки дочернего организма, называют оплодотворением. У многих представителей рыб и амфибий оплодотворение происходит не внутри материнского организма, а в окружающей среде, куда поступают мужские и женские половые продукты. Это так называемое **наружное оплодотворение**.

При **внутреннем оплодотворении** гаметы встречаются друг с другом внутри материнского организма. Разумеется, в этом случае во много раз увеличивается вероятность их встречи, однако сперматозоидам при этом нужно пройти больной и сложный для их размеров путь. Так что вероятность встречи сперматозоида с яйцеклеткой всё равно не особенно велика. Вот почему в организм самки одновременно должно попасть очень большое количество мужских гамет. Для человека это число составляет где-то около 50—100 миллионов!

У млекопитающих при контакте сперматозоида с оболочками яйцеклетки из **акросомы** — видоизменённого аппарата Гольджи, расположенного в головке сперматозоида, выделяются специальные ферменты, растворяющие оболочку яйцеклетки. В результате гаплоидное ядро одного из сперматозоидов проникает в яйцеклетку. Обычно говорят, что после этого ядра двух гамет сливаются, однако это следует понимать исключительно как образное выражение, на самом деле физического слияния не происходит. После проникновения ядра сперматозоида в яйцеклетку в обоих ядрах происходит удвоение ДНК, потом исчезает ядерная оболочка, центриоли яйцеклетки расходятся к полюсам и образуют веретено деления, а хромосомы из ядра яйцеклетки и ядра сперматозоида спешат в центр клетки, т. е. начинается обычное митотическое деление (рис. 10).

Образовавшуюся диплоидную ($2n$) клетку называют **зиготой.** Именно она, делясь при помощи митоза, даёт начало любому многоклеточному организму.

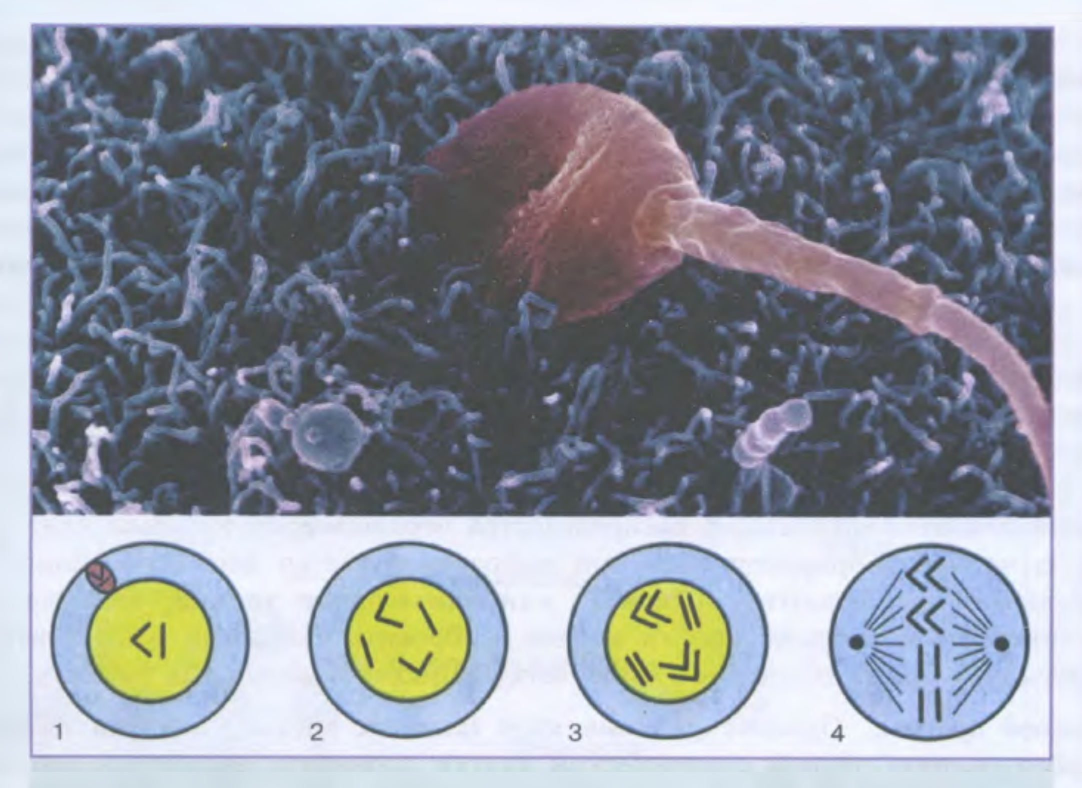


Рис. 10. Оплодотворение: *1* — проникновение ядра сперматозоида в яйцеклетку, *2* — разрушение оболочек ядер сперматозоида и яйцеклетки, *3* — удвоение хромосом (профаза первого деления зиготы), *4* — метафаза первого деления зиготы

В момент попадания в яйцеклетку ядра сперматозоида её оболочки сильно уплотняются, и больше в эту клетку ничто не может проникнуть.

У организмов, относящихся к другим царствам живой природы, половое размножение осуществляется несколько иначе. Например, у растений оно происходит исключительно на стадии гаметофита. Именно на этом этапе жизненного цикла растения формируют особые органы, продуцирующие половые клетки (вспомните, как они называются).

Крайне редко случается так, что до того, как оболочки яйцеклетки уплотнятся, в неё успевает проникнуть ещё один сперматозоид. В этом случае, вопреки распространённому заблуждению, вовсе не происходит формирования однояйцевых близнецов (о том, как это происходит, см. рубрику «Это интересно» § 1), а образуется триплоидный (*3n*) эмбрион, при дальнейшем развитии которого происходят различные нарушения в расхождении хромосом. Именно поэтому такие эмбрионы не жизнеспособны и обычно погибают через несколько дней после оплодотворения.

У разных групп растительных организмов половое размножение также имеет свои существенные особенности. В частности, у покрытосеменных мужские гаметы неподвижны, и поэтому их называют ***спермиями.*** Для этих растений характерно так называемое *двойное оплодотворение* с образованием особой питательной ткани — ***эндосперма*** (рис. 11).

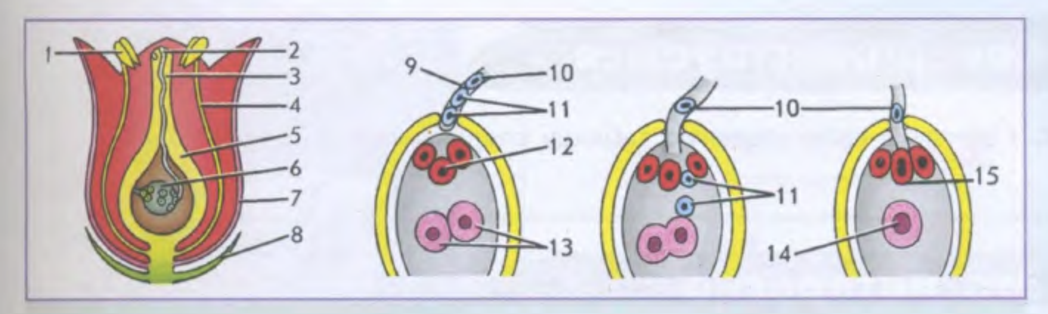


Рис. 11. Двойное оплодотворение у цветковых растений: *1* — пыльник, *2* — прорастающее пыльцевое зерно, *3* — рыльце, *4* — тычиночная нить, *5* — завязь, *6* — семязачаток, *7* — венчик, *8* — чашечка, *9* — пыльцевая трубка, *10* — вегетативное ядро, *11* — спермии, *12* — яйцеклетка, *13* — центральная клетка, *14* — триплоидная клетка, *15* — зигота

ГАМЕТОГЕНЕЗ • ООГЕНЕЗ • СПЕРМАТОГЕНЕЗ • НАПРАВИТЕЛЬНЫЕ ТЕЛЬЦА • НАРУЖНОЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ • ВНУТРЕННЕЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ • АКРОСОМА • ЗИГОТА



ПОДУМАЙТЕ

1. Можно ли согласиться с утверждением, согласно которому зрелые сперматозоиды, готовые к оплодотворению, формируются лишь после завершения мейоза, в то время как ооциты созревают до его завершения?
2. Можно ли согласиться с утверждением, согласно которому слияние гамет в ходе полового процесса происходит ещё до завершения мейоза в ооците?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Как называют мужские и женские половые клетки? В чём состоят особенности их строения?
2. Как происходит развитие половых клеток?
3. Почему бесполое размножение у гидры наблюдается в тёплое время года, а половое — осенью?
4. Почему в гаметах набор хромосом уменьшен вдвое по сравнению с соматическими клетками?
5. Чем сперматозоиды отличаются от спермиев?
6. Что такое акросома и для чего она нужна?



Совершенствуемся

1. Составьте сравнительную таблицу сперматогенеза и оогенеза.

Это интересно

Стресс — препятствие для размножения. Если мужчина планирует стать отцом, то ему обязательно нужно знать о том, что курение табака, употребление алкоголя и наркотиков уменьшают число мужских половых клеток в сперме и снижают двигательную активность оставшихся сперматозоидов. Кроме того, ему крайне важно избегать длительного стресса. При стрессе в кровь постоянно поступают большие дозы гормонов надпочечников, а они угнетают сперматогенез. Из-за стресса дикие животные плохо размножаются в неволе.

Классификация яйцеклеток. Яйцеклетки различных животных отличаются друг от друга по количеству желтка и его расположению по отношению к её ядру. От их строения зависят особенности дальнейшего развития зародыша после начала эмбрионального развития.

По *количеству желтка* различают яйцеклетки:

полилецитальные — содержат большое количество желтка (членистоногие, рептилии, птицы, рыбы, кроме осетровых);

мезолецитальные — содержат среднее количество желтка (осетровые рыбы, амфибии);

олиголецитальные — содержат мало желтка (моллюски, иглокожие, млекопитающие);

алецитальные — не содержат желтка (плацентарные млекопитающие).

По *расположению желтка* различают яйцеклетки:

телолецитальные — желток смещён к одному из полюсов яйцеклетки. Среди них некоторые полилецитальные (рыбы, кроме осетровых, птицы) и все мезолецитальные яйца;

гомо(изо-)лецитальные — желток распределён равномерно. Сюда относятся олиголецитальные яйца (моллюски, иглокожие);

центролецитальные — желток расположен в центре яйцеклетки. Сюда относятся некоторые полилецитальные яйца (членистоногие).

Искусственное оплодотворение (осеменение). Этот метод успешно применяется в животноводстве для получения многочисленного потомства от ценных племенных самцов. Его также используют в зоопарках для разведения редких и исчезающих видов животных, отказывающихся размножаться в условиях неволи.

Первым, кто описал в науке метод искусственного оплодотворения, был итальянский учёный и священник *Ладзаро Спалланцани* (1729—1799), который в 1780 г. провёл ряд наблюдений и опытов по изучению механизмов размножения у лягушек и убедительно доказал, что зарождение потомства происходит вне организма самки этих животных (рис. 12).



Рис. 12. Памятник Ладзаро Спалланцани в Скандиано (Италия)

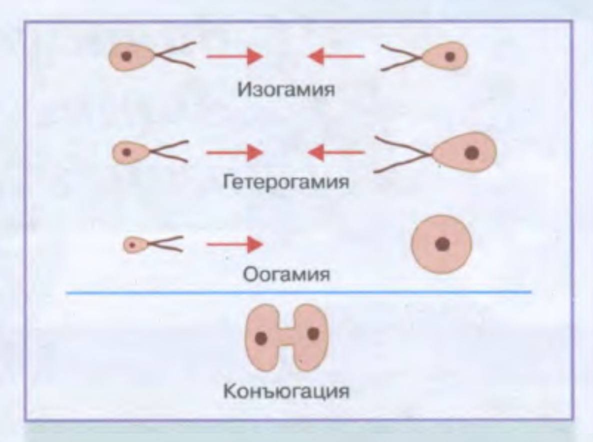


Рис. 13. Формы полового процесса

Наблюдая за разными группами лягушек в ходе их размножения, Спалланцани выяснил, что процесс размножения происходит следующим образом: самка мечет тысячи яиц-икринок, а самец поливает их своей семенной жидкостью. Учёный решил выяснить, в чём состоит сущность этого процесса и какова роль в нём мужской семенной жидкости.

Во времена Спалланцани существовало убеждение, что на яйцо действуют особые пары, выделяемые семенной жидкостью и стимулирующие развитие зародыша. Спалланцани поместил икринки лягушки рядом с семенной жидкостью, не смешивая их, но обнаружил, что ни из одной икринки головастики так и не вывелись.

Затем Спалланцани провёл следующий эксперимент. Учёный взял несколько групп лягушек и создал им условия для естественного размножения. В одной из экспериментальных групп лягушек Спалланцани надел на самцов плотно прилегающие штаны из плотной тонкой ткани (тафты). Они, как и самцы в других группах, активно осуществляли акт воспроизводства потомства, однако икра ни разу не была оплодотворена. Когда же учёный сам поливал икру жидкостью, собранной с внутренней стороны штанишек, в ней начинали развиваться зародыши.

К сожалению, Спалланцани так и не успел достоверно выяснить, что является главным оплодотворяющим началом — «живчики» или жидкость, в которой они плавают, сделав выбор в пользу жидкости. С этим убеждением он и умер, хотя его опыты явно противоречили такому выводу.

Формы полового процесса. Различия в размерах яйцеклеток и сперматозоидов характерны для многих живых существ, но считается, что в эпоху формирования полового процесса гаметы были неотличимы друг от друга. В настоящее время это наблюдается у некоторых зелёных водорослей и грибов. Такая примитивная форма полового процесса, при котором сливаются две одинаковые по строению и величине половые клетки, получила название *изогамия*.

Половой процесс, при котором сливаются крупная, неподвижная, обладающая запасом питательных веществ яйцеклетка и мелкий, лишённый запасных веществ, подвижный сперматозоид (или неподвижный спермий), называют *оогамией*. Различают и другие формы полового процесса в зависимости от того, какие клетки участвуют в слиянии, приводящем к появлению нового организма (рис. 13).

§ 3 Индивидуальное развитие организмов. Биогенетический закон

Вспомните:

1. Где происходит развитие зародыша человека?
2. Как называется личинка бабочки, лягушки?

Онтогенез. При половом размножении живое существо развивается всего из одной клетки — зиготы, а при бесполом весь многоклеточный организм возникает путём деления также одной или небольшой группы клеток тела родителей (т. е. соматических, или спор). Но в любом случае для формирования взрослого организма необходим очень сложный путь развития, состоящий из целого ряда сменяющих друг друга стадий. Такой процесс развития любой особи любого вида от момента её возникновения и до закономерного конца жизни называют **онтогенезом**.

Онтогенез (от др.-греч. *ontos* — сущий и *genesis* — зарождение) — индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, происходящих с организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

У различных групп живых существ особенности протекания онтогенеза различаются достаточно сильно. Особенно велики такие различия у разных групп растений, для которых в жизненном цикле характерно чередование полового и бесполого поколений (рис. 14).

Большинство позвоночных животных почти всю свою жизнь проводят во взрослом состоянии. А вот у насекомых часто преобладает личиночная стадия. Так, например, личинка майского жука 3—4 года живёт в почве, а взрослые особи — всего 2—3 месяца. У бабочек жизнь взрослой особи бывает ещё короче: гусеница капустной белянки живёт 2 месяца, а бабочка всего 5—6 дней (рис. 15).

Периоды онтогенеза. У многоклеточных организмов, размножающихся половым путём, и прежде всего у животных, в составе онтогенеза принято различать два периода (фазы):

1) *эмбриональный* — начинается с момента возникновения зиготы и длится до рождения или выхода из яйцевых оболочек;

Рис. 14. Жизненный цикл папоротника на примере щитовни: *1* — взрослое растение (спорофит), *2* — вайя с сорусами, *3* — поперечный разрез соруса, *4* — рассеивание спор из спорангия, *5* — прорастание споры, *6* — заросток (гаметофит), *7* — женский половой орган архегоний с яйцеклеткой, *8* — мужской половой орган антеридий со спермиями, *9* — прорастание спорофита



Рис. 15. Жизненный цикл капустной белянки: *1* — яйца, *2* — личинки (гусеницы), *3* — куколка, *4* — имаго (бабочка)

2) *постэмбриональный* — начинается с выхода из яйцевых оболочек или рождения и продолжается до конца жизни особи.

У живородящих животных и человека эти периоды чаще всего называют иначе, выделяя *пренатальный* (до рождения) и *постнатальный* (после рождения) онтогенез. У семенных растений к эмбриональному периоду относят процессы формирования и развития зародыша, происходящие в семени.

Эмбриональное развитие. Эмбриональное развитие у всех животных осуществляется сходным образом и начинается с *дробления*, которое у разных групп организмов происходит по-разному. Его особенности обусловлены отсутствием или наличием в яйцеклетке запасов питательных веществ, а также расположением этих веществ по отношению к клеточному ядру.

Дробление — ряд последовательных митотических делений оплодотворённого или инициированного к развитию яйца.

У человека, как и у ланцетника, запаса питательных веществ в яйцеклетках почти нет. Образовавшаяся при оплодотворении зигота начинает делиться митозом, причём возникающие при делении клетки, называемые **бластомерами**, не расходятся и не успевают вырасти, так как происходит следующее деление, но в другой плоскости. Так продолжается до тех пор, пока из бластомеров не образуется похожий на шарик *однослойный зародыш*, называемый **бластулой**. Полость внутри бластулы называется бластоцелем (рис. 16).

На одном из полюсов бластулы клетки делятся чаще, и постепенно это приводит к впячиванию части клеток в бластоцель. Образовавшийся *двухслойный зародыш* называют **гаструлой**. Впрочем, иногда гаструла образуется не путём впячивания наружного слоя внутрь (*инвагинация*), а после синхронного деления клеток наружного слоя перпендикулярно оси зародыша (*деляминация*) или проникновения в бластоцель отдельных групп клеток наружного слоя (*иммиграция*).

Наружный слой гаструлы называют **эктодермой** или *наружным зародышевым листком*, а внутренний — **энтодермой** или *внутренним зародышевым листком*. Полость внутри гаструлы представляет собой *первичную кишку*, а отверстие в полость гаструлы называют *бластопором*. У одних животных из него развивается рот (их называют первичноротыми и к ним относят кольчатых червей, моллюсков и членистоногих), а у других на месте бластопора в дальнейшем появляется анальное отверстие (их называют вторичноротыми и к ним относят хордовых и иглокожих). Наконец, есть и такие животные, бластопор которых просто закрывается, а формирование рта и ануса происходит в местах, совсем с ним не связанных (круглые черви).

Зародышевые листки (зародышевые пласты, лат. *folia embryonal*) — слои тела зародыша многоклеточных животных, образующиеся в процессе гаструляции и дающие начало разным органам и тканям.

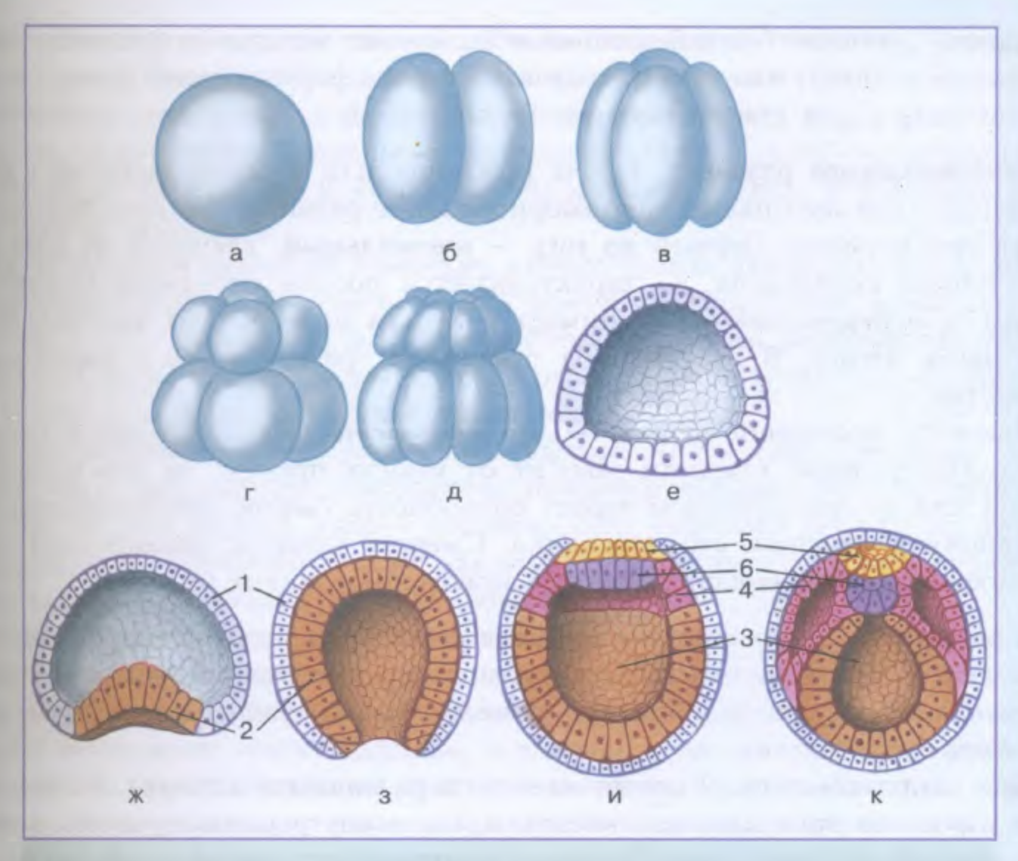


Рис. 16. Стадии эмбриогенеза у животных (на примере ланцетника): *а* — зигота, *б* — первое дробление, *в* — стадия 4 клеток, *г* — стадия 8 клеток, *д* — стадия 16 клеток, *е* — продольный разрез бластулы, *ж* — начало образования гаструлы, *з* — гаструла, *и* — ранняя нейрула, *к* — поздняя нейрула; *1* — эктодерма, *2* — энтодерма, *3* — полость первичной кишки, *4* — мезодерма, *5* — нервная пластинка, *6* — хорда

Из многоклеточных животных развитие на стадии двух зародышевых листков останавливается только у кишечнополостных и губок, а у всех других животных между эктодермой и энтодермой закладывается *третий зародышевый листок* — **мезодерма**. У хордовых эта стадия совпадает с началом формирования нервной системы, поэтому такой зародыш получил название **нейрула.** Именно на этой стадии у хордовых начинается формирование органов и тканей. Причём многие органы по своему происхождению часто бывают производными не одного, а нескольких зародышевых листков.

Из эктодермы образуется нервная пластинка, превращающаяся в нервную трубку. В дальнейшем она даёт начало спинному и головному мозгу. Кроме того, из эктодермы образуются органы чувств и наружный слой кожи — эпидермис. Клетки энтодермы формируют будущий кишечник — среднюю часть кишечной трубки, а также печень, поджелудочную железу, лёгкие. Бо́льшая часть органов и систем организма позвоночных образуется из мезодермы: скелет, мышцы, почки, кровь, лимфа, половая и сердечно-сосудистая системы.

Однако у многих беспозвоночных образование мезодермы происходит раньше (членистоногие) или позже (кольчатые черви) формирования нервной системы, поэтому у них стадия нейрулы не выражена.

Постэмбриональное развитие. После рождения или в случае рептилий и птиц выхода из яйца начинается постэмбриональное развитие, которое подразделяют на три периода. Первый из них — ***ювенильный***, длящийся от рождения до полового созревания, — характеризуется ростом организма. Следующий период — ***пубертатный*** — занимает у многих позвоночных животных бо́льшую часть жизни. В этот период происходит размножение и выращивание потомства.

Наконец, последний период — это ***старость***, заканчивающаяся смертью особи. Наступление старости зависит от многих причин, но оно неизбежно, и рано или поздно организм теряет способность быстро приспосабливаться к меняющимся условиям существования. ***Смерть*** является биологической необходимостью, позволяющей сменяться поколениям живых существ.

Типы онтогенеза. Различают два основных типа онтогенеза: *прямой* и *непрямой*, включающие три возможные его формы. Непрямое развитие протекает только в *личиночной форме*, а прямое — в *неличиночной (яйцекладной)* и *внутриутробной*.

При непрямом типе развития из зиготы развивается ***личинка***, отличающаяся от взрослого организма как внешним, так и внутренним строением, а также по характеру питания, способу передвижения и ряду других особенностей. Во взрослую особь личинка превращается в результате ***метаморфоза***. При прямом типе развития рождающийся организм в основном сходен со взрослым, а метаморфоз отсутствует.

Биогенетический закон. Большинство органов взрослого животного включают ткани, берущие начало от двух или всех трёх зародышевых листков. Отсюда следует очень важный вывод: у всех животных основные системы органов имеют общее происхождение, и их можно сравнивать между собой.

В начале XIX в. *Карл Бэр* (1792—1876) сформулировал ***закон зародышевого сходства***: «Чем более ранние стадии индивидуального развития сравниваются, тем больше сходства удаётся обнаружить». В дальнейшем он сформулировал три правила, являющиеся следствиями этого закона, которые приведены ниже.

Следствия закона зародышевого сходства:

1. Эмбрионы животных одного типа на ранних стадиях развития сходны.
2. Они последовательно переходят в своём развитии от более общих признаков типа ко всё более частным. В последнюю очередь развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определённому роду, виду, и, наконец, индивидуальные черты.
3. Эмбрионы разных представителей одного типа постепенно обособляются друг от друга.

Действительно, на стадии зиготы человек как бы соответствует простейшим, на стадии бластулы — колониальным жгутиковым, на стадии гаструлы — кишечнополостным. Потом у будущего ребёнка появляются хорда и жаберные щели, т. е. он становится похожим на ланцетника. Этот пример свидетельствует о связи между онтогенезом и историческим развитием вида, к которому данный организм относится.

На это обратили внимание немецкие учёные *Эрнст Геккель* и *Фриц Мюллер*, сформулировавшие *биогенетический закон*: «Историческое развитие вида (филогенез) будет отражаться в истории индивидуального развития его особи (онтогенез)». Более краткая формулировка этого закона звучит так: «Онтогенез есть быстрое и краткое повторение филогенеза».

Важное дополнение в этот закон внёс *Алексей Николаевич Северцов*, заметивший, что в эмбриогенезе повторяются признаки зародышей, а не взрослых животных. То есть зачатки жабр у человеческого эмбриона похожи на жабры зародышей рыб. Биогенетический закон является свидетельством наличия общих предков у различных групп животных.

В то же время сейчас известно немало исключений из обоих законов. Так, самые ранние стадии развития зародышей позвоночных — бластула и гаструла — весьма резко различаются по строению, и лишь на более поздних стадиях развития наблюдается «узел сходства», т. е. стадия, на которой закладывается план строения, характерный для всех позвоночных. Различия ранних стадий в данном случае связаны с разным количеством желтка в яйцеклетках: при его увеличении дробление становится неравномерным (т. е. бластомеры различаются по размеру, одни становятся большими, а другие — маленькими). В результате изменяется и строение бластулы — у многих рыб, а также птиц и пресмыкающихся образуется не характерная для ланцетника (см. рис. 16) *целобластула* с обширной полостью внутри, состоящая из примерно одинаковых по размеру бластомеров, а *дискобластула* с щелевидной полостью и нижним слоем из более крупных клеток. Из-за этого гаструляция у разных групп позвоночных тоже проходит по-разному. Похожими друг на друга зародыши позвоночных становятся лишь со стадии нейрулы.

ОНТОГЕНЕЗ • ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД • ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД • ДРОБЛЕНИЕ • БЛАСТОМЕРЫ • БЛАСТУЛА • ГАСТРУЛА • ЭКТОДЕРМА • ЭНТОДЕРМА • МЕЗОДЕРМА • НЕЙРУЛА • ЗАРОДЫШЕВЫЕ ЛИСТКИ



ПОДУМАЙТЕ

1. В XX в. многие учёные, критикуя биогенетический закон в формулировке Геккеля, говорили, что «в нём перепутались причина и следствие». Почему они так считали?
2. Какой биологический смысл в рождении близнецов?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. Приведите примеры животных, которые проводят бо́льшую часть жизни в личиночном состоянии.
2. У кого из млекопитающих плацента не образуется?
3. На какой стадии развития зародыша закладываются внутренние органы?
4. Какой процесс называют онтогенезом? Какие выделяют периоды онтогенеза?
5. Чем обычное деление клеток отличается от дробления?



Совершенствуемся

Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающую эмбриональное развитие организма.

Это интересно

Самые заботливые отцы. Морские коньки (*Hippocampus*) — род небольших морских костистых рыб, насчитывающий около 50 видов. Интересной особенностью морских коньков является то, что у них самцы берут на себя заботу о развитии потомства с момента оплодотворения икры. В брачный период самец подплывает к самке, обе рыбки тесно прижимаются друг к другу, и в этот момент самец широко открывает свой карман (специальную сумку на теле), а самка откладывает туда оплодотворённые икринки. На этом её заботы о детях заканчиваются. Самец вынашивает мальков в своей сумке, а когда они, повзрослев, выходят оттуда, продолжает о них активно заботиться (рис. 17).

Формы индивидуального развития. У многоклеточных животных может быть три варианта онтогенеза: непрямой (*личиночный*), *прямой неличиночный* (*яйцекладный*) и *прямой внутриутробный*.

Личиночный тип развития характерен для насекомых, рыб, земноводных: их зигота быстро превращается в личинку, например в гусеницу, малька, головастика (рис. 18). Такая личинка двигается и питается. Затем происходит превращение (метаморфоз) или целая цепочка превращений, и из личинки образуется взрослая особь. Преимущество такого типа развития заключается в том, что личинки и взрослые особи не конкурируют между собой за пищу. Например, головастик прудовой лягушки (*Pelophylax lessonae*) питается одноклеточными водорослями, а взрослая лягушка — насекомыми. Кроме того, мелкие личин-

ки водных животных, например двустворчатых моллюсков, подвижны — они могут прикрепляться к проплывающим над ними рыбам и таким образом распространяться, тогда как взрослые особи малоподвижны.

Яйцекладный тип развития наблюдается у рептилий, птиц и яйцекладущих млекопитающих, у которых яйцеклетки снабжены большими запасами питательных веществ, которыми и питается зародыш (рис. 19). Из яйца выходит особь, сходная со взрослым животным. Личиночная стадия отсутствует.

Внутриутробный тип развития характерен для подавляющего большинства млекопитающих. У них эмбриональное развитие происходит в постоянном специализированном органе — *матке*, а зародыш соединён с организмом матери через временный орган — *плаценту*. Через плаценту эмбрион получает всё необходимое для нормального роста. Внутриутробное развитие заканчивается *рождением*.

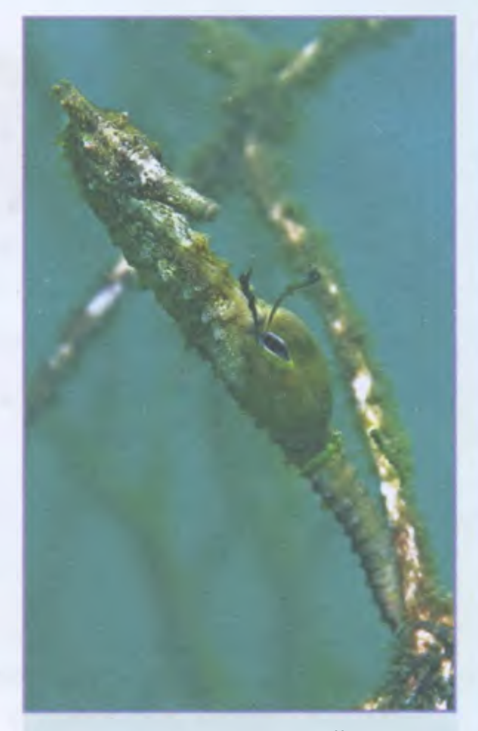


Рис. 17. Морской конёк и его потомство

Кто первый из животных обзавёлся плацентой? Как было сказано выше, у млекопитающих в основном преобладает внутриутробное развитие, при котором зародыш чаще всего соединён с организмом матери при помощи специального органа — плаценты. Однако такой способ развития впервые появился совсем не у этих животных.

Первыми организмами, которые «освоили» плацентарное живорождение, были *онихофоры* — интересная группа почвенных животных, близкая по своему систематическому положению к членистоногим. Эти существа, внешний вид которых весьма схож с внешним видом слизней, «приобрели» плаценту примерно 520 млн лет назад (т. е. примерно за 300 млн лет до появления первых

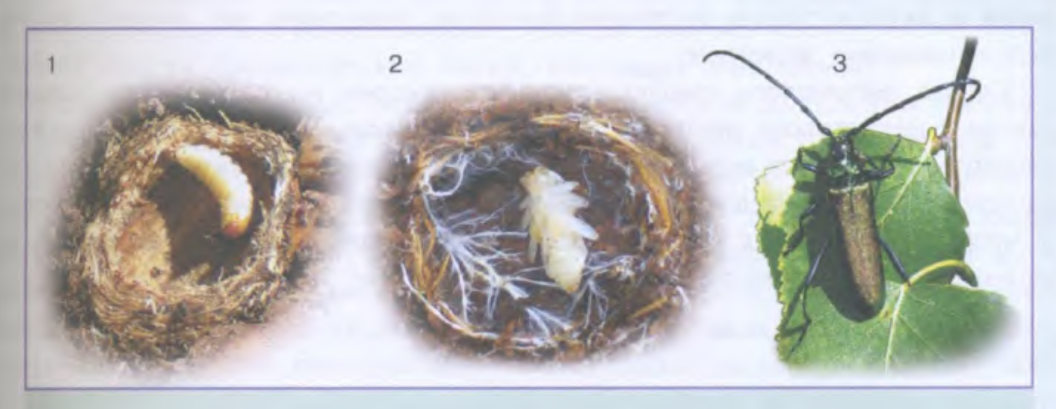


Рис. 18. Личиночный тип развития (на примере большого дубового усача *Cerambyx cerdo*): *1* — личинка, *2* — куколка, *3* — имаго (жук)

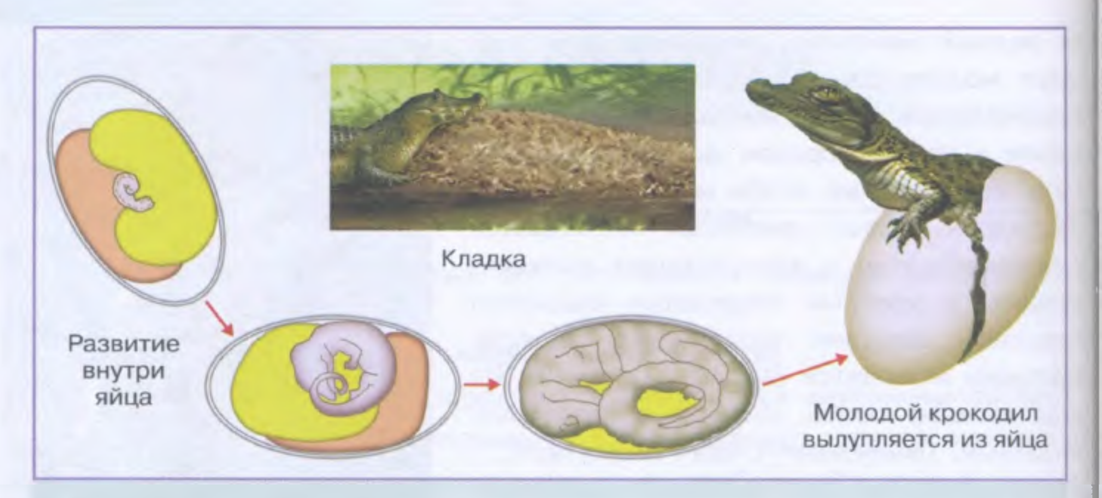


Рис. 19. Яйцекладный тип развития (на примере крокодилового каймана *Caiman crocodilus*)

млекопитающих). Интересно, что эти древние плацентарные онихофоры были не наземными, а водными животными.

Вторая группа животных, у которой появилось плацентарное живорождение, тоже состояла из обитателей воды — это были хрящевые рыбы. Такой способ размножения «освоили» некоторые акулы и скаты, появившиеся примерно 400—350 млн лет тому назад.

Что касается первых плацентарных млекопитающих, то самое древнее из них, *юрамайя* (название переводится как «мать из юрского периода»), обитало на нашей планете 160 млн лет назад. Как видите, млекопитающие «обзавелись» плацентой достаточно поздно по сравнению с «первопроходцами» — онихофорами и хрящевыми рыбами.

Каковы же причины перехода животных от более распространённого яйцекладного к весьма специализированному внутриутробному типу развития? Раньше учёные считали, что плацентарное живорождение является приспособлением к наземному образу жизни. Однако обнаружение этого способа развития у акул и скатов заставило биологов отвергнуть эту гипотезу всё это первичноводные животные.

Сейчас эмбриологи предполагают, что, скорее всего, такой тип развития связан с недостатком желтка в яйцеклетке (который наблюдается у всех плацентарных животных вне зависимости от их систематического положения). Из-за этого у зародыша достаточно быстро заканчивались питательные вещества, и, чтобы не умереть с голоду в процессе развития, он вынужден был как-то устанавливать контакт с материнским организмом.

Закономерности наследования признаков. Моногибридное скрещивание

§ 4

Вспомните:

1. Что представляет собой хромосома?
2. Какие свойства живых организмов изучает генетика?
3. В какой момент происходит передача наследственных признаков?
4. Что такое самоопыление и перекрёстное опыление у растений?

Наследственность и изменчивость. Рассматривая особенности организменного уровня организации живого, нельзя обойти стороной два таких важных свойства живых существ, как наследственность и изменчивость.

Наследственность — способность организмов передавать свои признаки потомству. **Изменчивость** — это свойство живых организмов существовать в различных формах, которое может реализоваться у отдельных организмов или клеток в ходе индивидуального развития или в пределах группы организмов в ряду поколений при половом или бесполом размножении.

Оба этих свойства являются предметом изучения **генетики** — науки о законах наследственности и изменчивости. Учёных, занимающихся исследованиями в данной области биологической науки, называют *генетиками*.

Преемственность наследственных свойств в череде поколений обеспечивается прежде всего передачей генетической информации от родителей потомкам. Разумеется, особенности передачи различаются в зависимости от того, в результате какого процесса она осуществлялась — полового или бесполого размножения. В первом случае весь дочерний организм, состоящий из миллиардов клеток, представляет собой результат деления одной единственной клетки — зиготы, поэтому во всех соматических клетках организма фактически содержится одинаковая совокупность наследственного материала, полученного от родительских особей. При бесполом размножении в большинстве случаев дочерний организм представляет собой полную копию родительской особи (вспомните примеры исключений).

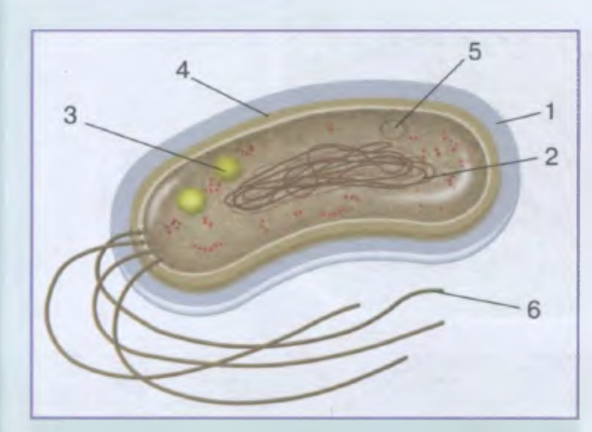


Рис. 20. Хромосомная ДНК и плазмиды в бактериальной клетке: *1* — клеточная стенка, *2* — бактериальная хромосома, *3* — запасные питательные вещества, *4* — плазматическая мембрана, *5* — плазмида, *6* — жгутики

Совокупность наследственно-го материала, заключённая в клетк (*геном*), у прокариотов и эукарио-тов различается по своему составу строению. У бактерий — типичны прокариотов — он представлен един-ственной хромосомой, состоящей и довольно большой *кольцевой молеку-лы ДНК,* и дополнительными неболь-шими колечками ДНК — *плазмидами* Они физически обособлены от хромо-сомной ДНК и способны к автоном-ной репликации (рис. 20).

У эукариотов материальные едини-цы наследственности (**гены**) локали-зованы прежде всего в линейно орга-низованных хромосомах, находящихся в ядре, а также внутри митохондрий пластид (хлоропластов), имеющих свой генетический материал, сходный по структуре с генетическим материалом у прокариотов. Изредка в клетках эука-риотов также встречаются плазмиды — в основном они сконцентрированы пластидах и митохондриях.

Ген — это единица наследственности, определяющая наследование признака. Он представляет собой участок молекулы ДНК, хранящий информацию о последова-тельности аминокислот в определённом белке.

У вирусов, представляющих собой неклеточную форму жизни, также име-ется геном. В зависимости от типа вируса он может быть представлен либ молекулами ДНК, либо молекулами РНК.

В ходе онтогенеза происходит процесс реализации генетической (наслед-ственной) информации, полученной особью от родителей. Некоторые молеку-лярные механизмы этих процессов были рассмотрены нами ранее, прежде все-го на примере процессов биосинтеза белка (см. § 24 учебника для 10 класса Кроме того, следует обратить внимание, что в процессе онтогенеза у каждо особи на общем фоне признаков, характерных для вида, к которому она при-надлежит, могут проявляться и некоторые индивидуальные признаки, отлича-ющиеся от таковых у исходных родительских особей.

Генетика как наука. Первоначально эта наука изучала общие закономерност наследственности и изменчивости только на основании описания внешни признаков у исследуемых особей. Понимание механизмов наследственност т. е. роли генов как элементарных носителей наследственной информаци формулирование теоретических обобщений и закономерностей стали возмож-ными с применением методов цитологии, молекулярной биологии и други

смежных дисциплин. Но для того чтобы ознакомиться с основами генетики, нужно сначала запомнить термины и условные обозначения, используемые этой наукой.

Гибридизация — процесс образования и получения потомства (**гибридов**, *F*) с новыми наследственными свойствами от двух родителей, размножающихся половым путём.

Гибридизация может быть осуществлена путём естественного или искусственного (при искусственном оплодотворении) объединения в одной клетке генетического материала разных клеток. Естественная гибридизация осуществляется в процессе случайного скрещивания (полового размножения) особей одного вида в естественных природных условиях. Сливаясь в результате процесса оплодотворения, гаметы родительских особей приносят в зиготу гомологичные хромосомы с определённым набором генов, каждый из которых отвечает за формирование определённых признаков. Разумеется, механизмы такой естественной гибридизации различаются у разных организмов и зависят от биологических особенностей вида, к которому они принадлежат.

Аллельные гены (аллели) — парные (гомологичные) гены соматических клеток, доставшиеся от отца и матери, отвечающие за развитие определённого признака. В половых клетках (гаметах) оба аллеля находиться не могут, поскольку гаметы содержат лишь один набор хромосом, т. е. гаплоидны.

В простейшем случае в ходе онтогенеза за развитие у организма того или иного признака отвечает только один из аллельных генов. На основании этого различают *доминантные* и *рецессивные* аллели. В более сложных случаях наблюдаются другие *типы аллельных взаимодействий* (см. § 5).

Доминантные аллели определяют развитие преобладающих (доминантных) признаков. В применяемых генетиками схемах скрещивания эти гены обозначаются заглавными буквами (*A*, *B*, *C*, *D* и др.). **Рецессивные** аллели определяют подавляемые (рецессивные) признаки. Эти гены обозначаются строчными буквами (*a*, *b*, *c*, *d* и др.).

Гомозигота — это организм, произошедший от зиготы, имеющий в гомологичных хромосомах одинаковые аллели, т. е. или два доминантных, или два рецессивных (*AA* или *aa*) аллеля. *Гетерозигота* в отличие от гомозиготы представляет собой организм, имеющий различные аллельные гены (*Aa*).

Генотип и **фенотип** представляют собой базовые понятия генетики. Совокупность всех генов какого-либо организма, полученную от родителей, называют генотипом, а совокупность всех внешних и внутренних признаков организма — фенотипом.



Грегор Мендель



Рис. 21. Объект исследования Менделя. Признаки у гороха — цвет и рельеф поверхности семени

Закономерности наследования признаков. Некоторые принципы передачи наследственных признаков от родителей к их потомкам впервые были описаны ещё в начале XIX в. Однако открытие основных закономерностей наследования признаков, да и развитие генетики как науки в целом, чаще всего связывают с именем великого австрийского учёного *Грегора Менделя* (1822—1884), который не только описал их на примере экспериментов с горохом, но и с помощью математических методов доказал справедливость открытых им законов.

Выбор Менделем гороха в качестве объекта исследования был весьма удачен, так как в условиях Южной Чехии, где проживал исследователь, это растение даёт 2—3 урожая в год. Горох отличается полным доминированием признаков, и, кроме того, хотя он и является самоопыляемым растением, его можно опылять перекрёстно, что было необходимо для опытов. В своих работах Мендель усовершенствовал *гибридологический метод*, сущность которого заключается в проведении анализа наследования отдельных признаков, придерживаясь нескольких правил.

Во-первых, он скрещивал растения, относящиеся к **чистым линиям**, т. е. одни из них давали при самоопылении растения с семенами (горошинами) только жёлтого цвета, а другие — только зелёного цвета. В природе такие чистые линии не смешиваются, поскольку, как было сказано выше, горох — самоопыляемое растение.

Во-вторых, Мендель намеренно выбрал для скрещивания такие растения гороха, которые отличались только по одному признаку — или цвету горошин (жёлтые и зёленые), или их форме (гладкие и морщинистые), или по другим признакам (рис. 21). Такое скрещивание получило название **моногибридного**.

В-третьих, Мендель впервые применил для обработки полученных при скрещивании данных количественные методы, точно учитывая, сколько горошин с альтернативными признаками появилось у гибридных растений.

Дальнейшая математическая обработка полученных данных позволила исследователю достоверно обосновать некоторые закономерности, выявленные при моногибридном скрещивании растений гороха двух чистых линий.

Среди них выделяют:

1. *Закон единообразия гибридов первого поколения (первый закон Менделя)* — при скрещивании двух гомозиготных организмов, относящихся к разным чистым линиям и отличающихся друг от друга по одной паре альтернативных проявлений признака, всё первое поколение гибридов (F_1) окажется единообразным и будет нести проявление признака одного из родителей. Этот закон также известен как «закон доминирования признаков».

2. *Закон расщепления (второй закон Менделя)* — при скрещивании двух гетерозиготных потомков первого поколения между собой во втором поколении наблюдается расщепление (проявление разнообразия) в определённом числовом отношении. В потомстве (F_2) снова появляются особи с рецессивными признаками, причём эти особи составляют $^1/_4$ часть от всего числа потомков второго поколения.

3. *Закон (гипотеза) чистоты гамет* — в каждую гамету попадает только один аллель из пары аллелей данного гена родительской особи. В норме гамета всегда чиста от второго гена аллельной пары.

Из всех закономерностей наследования, установленных Менделем, закон чистоты гамет носит наиболее общий характер, т. е. выполняется при наиболее широком спектре условий. К сожалению, во времена Менделя эта закономерность не могла найти своего научного объяснения, поэтому её чаще называют гипотезой чистоты гамет. В дальнейшем эта гипотеза была подтверждена цитологическими исследованиями.

Кроме того, из опытов Менделя по моногибридному скрещиванию следует, что организм передаёт гены из поколения в поколение, не изменяя их, иначе во втором поколении не смогли бы появиться растения с зелёными горошинами, которых не было в первом поколении.

В ходе проведения дальнейших опытов по изучению наследования признаков у гороха Менделем были выявлены и другие закономерности, о которых будет сказано далее (см. § 6).

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ • ИЗМЕНЧИВОСТЬ • ГЕН • ГЕНЕТИКА • ГИБРИДИЗАЦИЯ • ЧИСТАЯ ЛИНИЯ • ГЕНОТИП • ФЕНОТИП • МОНОГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ • АЛЛЕЛЬНЫЕ ГЕНЫ (АЛЛЕЛИ) • ДОМИНАНТНОСТЬ • РЕЦЕССИВНОСТЬ • РАСЩЕПЛЕНИЕ



ПОДУМАЙТЕ

1. Возможно ли совпадение фенотипов при различных генотипах?
2. Может ли нарушаться закон чистоты гамет и если да, то в каких случаях?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Что представляет собой ген согласно современным данным молекулярной биологии?
2. Что такое наследственность и изменчивость?
3. Какие гены называют аллельными?
4. Что такое доминирование?
5. Какие методы в своих исследованиях использовал Г. Мендель и какие закономерности он вывел?

Совершенствуемся

Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), характеризующей генетику как науку.

Шаги к успеху

1. Закономерности наследования признаков, открытые Менделем, можно представить схематически, используя так называемые схемы скрещивания. Для записи этих схем используют следующие обозначения:

- ▲ буква *P* (лат. *parentes* — родоначальник) обозначает родительское поколение;
- ▲ символ ♀ (зеркало Венеры) — женская особь;
- ▲ символ ♂ (щит и копьё Марса) — мужская особь;
- ▲ символ × — скрещивание;
- ▲ буква *G* (греч. *gamete* — жена, *gametes* — муж) — гаметы, состав которых принято обводить кружком или отмечать верхним подчёркиванием;
- ▲ F_1 (лат. *filialis* — сыновний) — первое поколение потомков, F_2 — второе поколение потомков;
- ▲ *A* (или любые другие прописные латинские буквы) — ген, отвечающий за формирование доминантного признака;
- ▲ *a* (или любые строчные латинские буквы) — ген, отвечающий за формирование рецессивного признака.

Схема скрещивания может выглядеть следующим образом:

P: ♀ AA × ♂ aa

G: A, a

F_1: Aa

На этой схеме показано, что в каждой гамете родительских особей благодаря мейозу присутствует только один аллельный ген: в одном случае — *A*, в другом — *a*. Таким образом, в первом поколении все соматические клетки будут гетерозиготными — *Aa*.

В свою очередь, гибриды первого поколения с равной вероятностью могут образовывать гаметы с генами *A* или *a*. Случайные комбинации этих гамет при половом процессе могут дать во втором поколении варианты: *AA*, *Aa*, *aA*, *aa*.

2. Решаем генетические задачи (алгоритм решения).

Условие: У томата гладкая кожица плодов доминирует над опушённой. Гомозиготная форма с гладкими плодами скрещена с растением, имеющим опушённые плоды. В F_1 получили 54 растения, в F_2 — 736.

Вопросы: Сколько типов гамет может образовывать растение с опушёнными плодами?

Сколько растений F_1 могут быть гомозиготными?

Сколько растений F_2 могут иметь гладкие плоды?

Сколько растений F_2 могут иметь опушённые плоды?

Сколько разных генотипов может образовываться в F_2?

Решение:

1. Запишем объект исследования и обозначение генов.

Объект	Ген	Признак
Томат	*A*	Гладкие плоды (гл.)
	a	Опушённые плоды (оп.)

2. Записываем схему скрещивания. В задаче сказано, что скрещивают гомозиготное растение с гладкими плодами, значит, его генотип содержит аллели *AA*, а генотип опушённого растения соответственно *aa*.

P: ♀ *AA* × ♂ *aa*
G: *A* ↓ *a*
F_1: *Aa*
100% гладких

3. Записываем скрещивание потомков F_1.

P: ♀ *Aa* × ♂ *Aa*
G: *A, a* ↓ *A, a*
F_2: *Aa* *AA* *Aa* *aa*
гл. гл. гл. оп.
75% гладких, 25% опушённых

4. Проводим анализ скрещивания. В F_2 произошло расщепление: по генотипу — 1 (*AA*) : 2 (*Aa*) : 1 (*aa*); по фенотипу — 3 (гладкие плоды) : 1 (опушённые плоды).

5. Теперь мы можем ответить на все вопросы задачи.

1) Растение с опушёнными плодами даёт один тип гамет, т. к. его генотип — гомозигота по рецессивному признаку.

2) Все растения F_1 гетерозиготны. Поэтому количество гомозиготных растений с опушёнными плодами в F_1 равно нулю.

3) После скрещивания гибридов первого поколения было получено 736 растений. Растения с гладкими плодами имеют генотип *АА* и *Аа*. Они составляют $^3/_4$ от общего количества растений, т. е. $736 : 4 \times 3 = 552$.

4) Растения с опушёнными плодами составляют $^1/_4$ от общего числа гибридов второго поколения, т. е. $736 : 4 = 184$.

5) В F_2 произошло расщепление по генотипу в соотношении 1 : 2 : 1, т. е. гибриды второго поколения обладают тремя разными генотипами.

6. Запишем ответ:

Ответ: 1) 1; 2) 0; 3) 552; 4) 184; 5) 3.

Это интересно

Грегор Мендель, будущий создатель генетики, родился в 1822 г. в Чехии, которая тогда была частью Австро-Венгерской империи. При рождении он получил имя Иоганн. После окончания гимназии юноша принял монашеский постриг под именем Грегор. Уже будучи монахом, Мендель окончил Венский университет и стал преподавать математику и другие предметы детям в монастырской школе. Одновременно он начал проводить опыты по гибридизации гороха. Всего в ходе проведения экспериментов Менделем было исследовано 34 сорта гороха, из которых он отобрал 22 чистых (не дающих расщепления по изучаемым признакам при самоопылении) сорта. В 1868 г. Мендель стал настоятелем Августинского монастыря в городе Брно и отошёл от научной деятельности.

Опыты Менделя. В 1865 г. Мендель опубликовал свою работу «Опыт над растительными гибридами», которая была встречена профессиональными ботаниками насмешками. Только в 1900 г. закономерности наследования были одновременно переоткрыты исследователями из трёх стран. Все эти учёные: *Гуго де Фриз*, *Карл Корренс* и *Эрих Чермак-Зейзенегг* — признали первенство Грегора Менделя в открытии данных закономерностей.

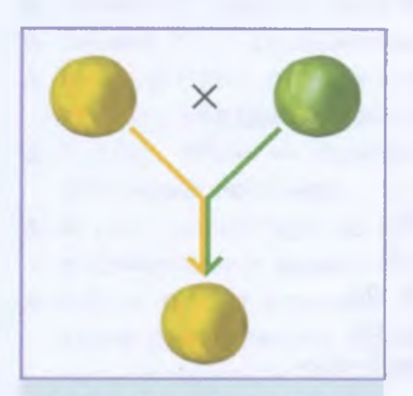


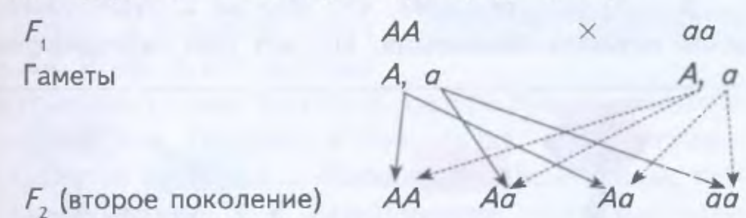
Рис. 22. Моногибридное скрещивание. Единообразие поколения F_1

Если повторить на практике опыты Менделя, то в случае моногибридного скрещивания растений гороха двух чистых линий, например с жёлтыми и зелёными семенами, в первом поколении гибридов все семена будут жёлтого цвета, а зелёный цвет горошин второго родителя не проявится, т. е. всё первое поколение гибридов будет единообразным (рис. 22).



Далее исследователь обнаружил, что если из семян, полученных в результате гибридизации в первом поколении (F_1), вырастить растения гороха и вновь искусственно скрестить их между собой, то большинство горошин у растений второго поколения будут жёлтыми, а некоторая часть — зелёными. После количественного подсчёта результатов своего опыта Мендель установил, что 6022 семени были жёлтыми, а 2001 горошина была зелёной. То есть $^3/_4$ горошин имели доминантный вариант признака, т. е. жёлтую окраску, и $^1/_4$ — рецессивный, т. е. зелёную окраску. Это явление получило название *расщепление признаков*, а Мендель сформулировал свой второй закон о расщеплении.

Такое количественное соотношение легко объяснимо, если учесть, что во втором поколении три из каждых четырёх потомков будут содержать в своих клетках один (*Aa*) или два (*AA*) доминантных гена и, естественно, их семена будут иметь жёлтую окраску. В свою очередь, один из четырёх потомков получит и от отца, и от матери оба рецессивных гена (*aa*), и его горошины соответственно будут иметь зелёную окраску (рис. 23).



Важно помнить, что Мендель ничего не мог знать о ДНК, о генах, о том, что в клетках тела растения гороха двойной ($2n$), а в гаметах — одинарный (n) набор хромосом. Он также не знал, что в момент оплодотворения в клетках будущего организма восстанавливается ($n + n = 2n$) двойной набор хромосом. Но Грегор Мендель был прекрасным аналитиком. Поэтому он смог предположить, что наблюдаемые им закономерности наследования могут быть только в том случае, если из двух «элементов наследственности», которые содержатся в клетках тела, в гамету, через которую осуществляется связь между поколениями, попадает только один «элемент наследственности» (ген) — «желтизны» или «зелёности» семян. Эта гипотеза была названа *законом чистоты гамет.*

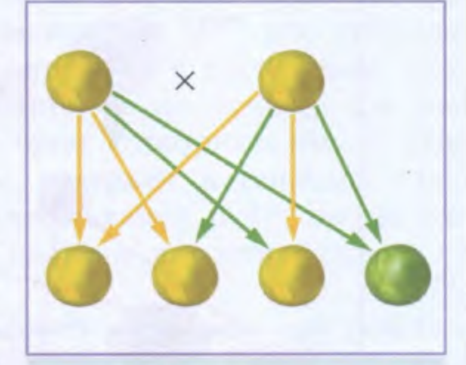


Рис. 23. Моногибридное скрещивание. Расщепление признаков во втором поколении F_2

§ 5 Неполное доминирование. Анализирующее скрещивание

Вспомните:

1. Чем гомозигота отличается от гетерозиготы?
2. Сколько хромосом в ядрах гамет человека?
3. Что такое аллельные гены?

Неполное доминирование. К сожалению, долгое время результаты опытов Менделя никто не мог воспроизвести на других растениях! Например, когда вместо гороха стали работать с растением под названием ночная красавица (*Mirabilis jalapa*), оказалось (рис. 24), что далеко не всегда признаки можно однозначно разделить на доминантные и рецессивные. При скрещивании особей этого растения, имеющих пурпурные цветки (*AA*), с особями, имеющими белые цветки (*aa*), в первом поколении получились растения с розовыми цветками (*Aa*) (см. рис. 24), что вполне соответствует правилу единообразия гибридов первого поколения. Но вот при скрещивании двух расте-

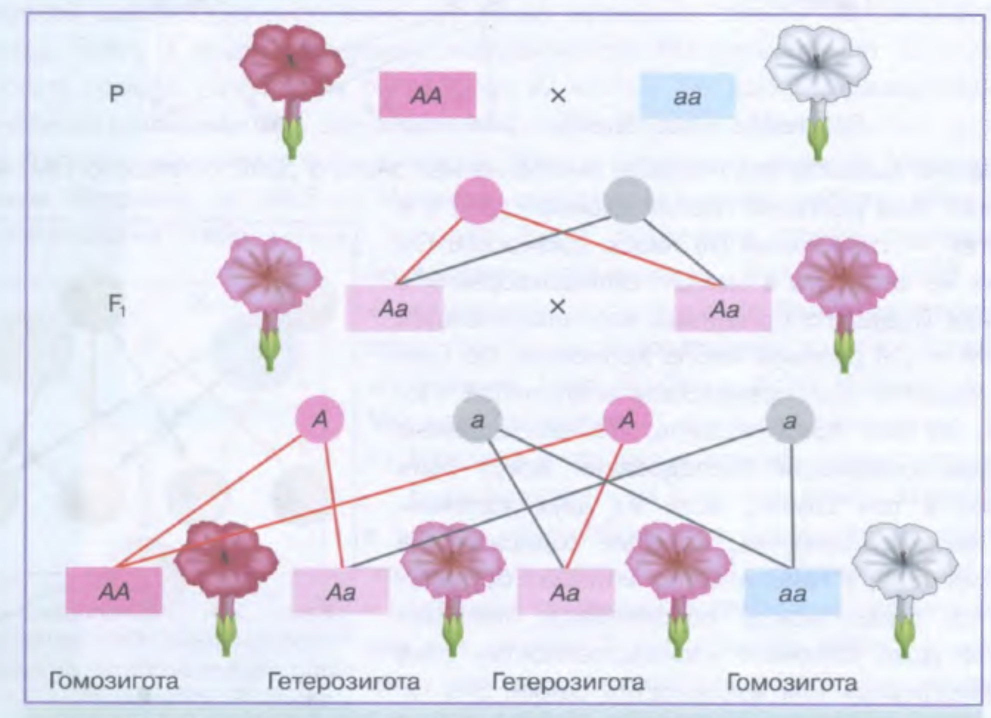


Рис. 24. Ночная красавица. Неполное доминирование

ний первого поколения в получившемся потомстве происходит расщепление признаков не в соотношении 3 : 1, а в соотношении 1 : 2 : 1. Иными словами, на каждый пурпурный цветок (*АА*) получается 2 розовых (*Аа*) и 1 белый (*аа*). То есть в данном случае наблюдался феномен, который позже назвали **неполное доминирование**. При нём доминантный ген цвета лепестков *А* не полностью подавляет проявление рецессивного гена *а*, и растения с генотипом *Аа*, *Аа* и *аа* будут по внешнему виду (проявлению данного признака) отличаться друг от друга.

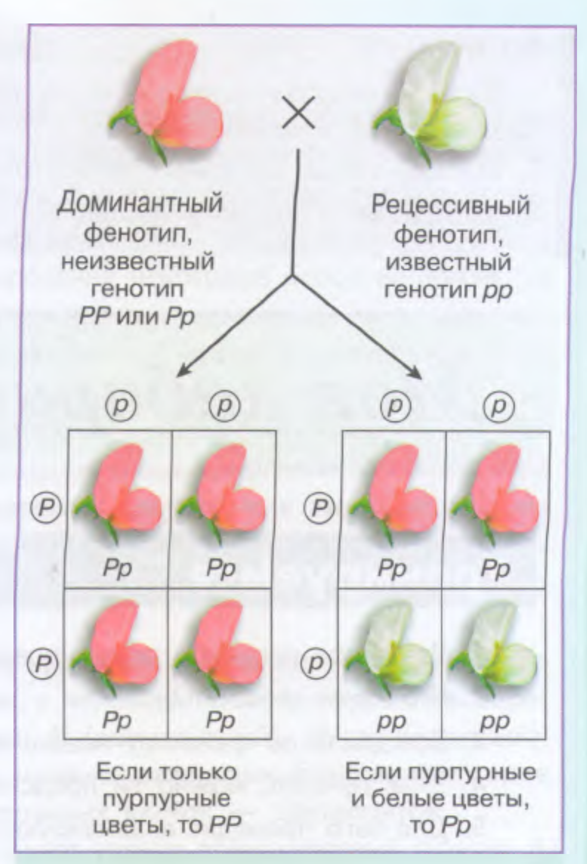


Рис. 25. Анализирующее скрещивание

Анализирующее скрещивание. Итак, как вы видите, по фенотипу потомков далеко не всегда можно определить их генотип. Кроме того, как вы уже знаете, и у гороха (которому не свойственно неполное доминирование), имеющего жёлтые семена, в генотипе могут быть аллели и *АА*, и *Аа*. А вот зелёные горошины могут иметь только растения, содержащие в генотипе аллель *аа*, т. е. рецессивные гомозиготы. Поэтому в том случае, когда учёным нужно определить генотип каких-то растений с одинаковым фенотипом, они проводят **анализирующее скрещивание**, т. е. скрещивание этого растения с рецессивной гомозиготой — такой особью, чей генотип однозначно известен (*аа*).

Например, для того чтобы понять, является ли растение гороха с пурпурными цветами (доминирующий признак) гомозиготой (*PP*) или гетерозиготой (*Pp*) по данному признаку, его следует скрестить с растениями, имеющими белые цветы (*pp*, рецессивная гомозигота). Если исследуемое растение имеет генотип *PP*, то у всех потомков будут пурпурные цветы. Если же исследуемый организм гетерозиготен, т. е. содержит в генотипе аллели *Pp*, то в потомстве при анализирующем скрещивании будут наблюдаться растения и с пурпурными, и с белыми цветами в соотношении 1 : 1 (рис. 25).

Анализирующее скрещивание можно использовать не только при работе с растениями, но и для анализа генотипов любых других групп живых существ.

НЕПОЛНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ • АНАЛИЗИРУЮЩЕЕ СКРЕЩИВАНИЕ

ПОДУМАЙТЕ

1. Какие объекты целесообразно использовать для изучения механизмов наследования признаков?
2. Почему после открытия неполного доминирования учёные усомнились в справедливости законов Менделя?

Моя лаборатория

Тренируемся

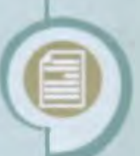
1. Что такое неполное доминирование? Как оно проявляется?
2. Что такое фенотип?
3. Всегда ли по фенотипу можно определить генотип?
4. Зная генотип, можно ли предсказать фенотип?
5. Для чего проводят анализирующее скрещивание?

Совершенствуемся

Решите генетические задачи.

1. У овса невосприимчивость (иммунность) к грибковому поражению головнёй доминирует над восприимчивостью. Зная это, решили скрестить гомозиготную иммунную форму овса с растением, поражённым головнёй. Гетерозиготная форма фенотипически неотличима от гомозиготной. Определите:
   1) генотипы исходных форм;
   2) объясните, как исследователю удалось определить гомозиготность родителя;
   3) составьте схему скрещивания;
   4) анализируя схему скрещивания, определите, будут ли в урожае F_1 встречаться растения, поражённые головнёй.
2. У человека ген мелко вьющихся волос является геном неполного доминирования по отношению к гену прямых волос. От брака женщины с прямыми волосами и мужчины, имеющего волнистые волосы, рождается ребёнок с прямыми, как у матери, волосами. Может ли появиться в этой семье ребёнок с волнистыми волосами? С мелко вьющимися волосами? Известно, что у гетерозигот волосы волнистые.

Это интересно



Кодоминирование. Иногда на неполное доминирование внешне может быть похожа ещё одна закономерность наследования признаков, которую называют *кодоминирование*. Она тоже представляет собой тип взаимодействия аллелей, при котором оба из них проявляют своё действие в фенотипе. Однако если при неполном доминировании некоторые особи из потомства получают усреднённый вариант двух родительских признаков, то в результате кодоминирования потомки имеют совершенно новый вариант выражения признака, который не наблюдается ни у одной из родительских особей. Например, при кодоминировании доминантного (красный) и рецессивного (белый) аллеля у гетерозиготной особи рододендрона даурского (*Rhododendron dauricum*) возникает растение не с розовыми цветами, как это было бы при неполном доминировании, а с красными, содержащими белые пятна. Такого варианта цветка нет ни у одного из родителей-гомозигот (их цветки либо красные, либо белые).

Однако, пожалуй, самым известным примером кодоминирования является ситуация с наследованием групп крови у человека. Это наследование определяется геном I, имеющим три аллеля: I^A (доминантный), I^B (доминантный), i^0 (рецессивный). Этот ген определяет наличие различных белков-рецепторов (антигенов) на поверхности красных кровяных клеток — эритроцитов.

Итак, у гомозигот I^AI^A эритроциты имеют только поверхностный антиген А (и это будет группа крови А (II), а у гомозигот I^BI^B имеется лишь поверхностный антиген В (и это будет группа крови В (III). Гомозиготы i^0i^0 лишены поверхностных антигенов (группа крови 0 (I). Совершенно очевидно, что гетерозиготы I^Ai^0 и I^Bi^0 будут иметь поверхностные антигены А и В и группы крови А (II) и В (III) соответственно.

Но самое интересное наблюдается у гомозигот I^BI^A. В этом случае имеет место кодоминирование, и поэтому оба аллеля проявляются одновременно. В результате на мембране эритроцитов присутствуют оба антигена — А и В, что соответствует группе крови АВ (IV). Как видите, этот вариант представляет собой совершенно новый признак — его не наблюдается у родителей-гомозигот, и он не является усреднённым вариантом двух родительских признаков.

§ 6 Дигибридное скрещивание. Закон независимого наследования признаков

Вспомните:

1. Могут ли в природе организмы одного вида отличаться только по одному признаку?
2. Какие гены называют аллельными? Какие хромосомы называют гомологичными?

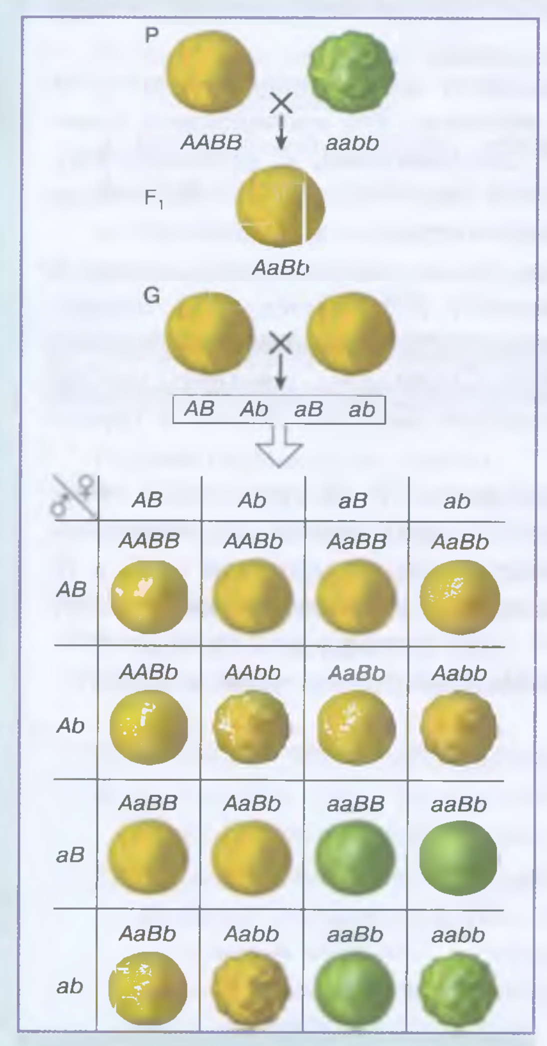


Рис. 26. Дигибридное скрещивание. Независимое наследование признаков

Дигибридное скрещивание. Любой организм обладает большим количеством признаков, причём не только морфологических, но и физиологических, биохимических и т. д. Каждый, даже, казалось бы, самый простой, признак зависит и от наличия тех или иных генов, и от их возможности проявить своё действие в данных условиях.

Мендель заинтересовался, в какой мере наследование двух признаков может быть связано между собой. Для своих опытов он выбрал растения гороха, которые отличались не только цветом семян, но и их формой. У растений одной чистой линии горошины были гладкие, а у растений другой — морщинистые.

Если особи отличаются друг от друга по двум признакам, то скрещивание между ними называют *дигибридным*, если по трём — то *тригибридным* и т. д. В рассмотренном Менделем случае цвет семян определялся одной парой аллельных генов, а форма — другой парой. Жёлтая окраска горошин (*A*), как мы уже знаем, доминирует над зелёной (*a*), а гладкая форма горошин (*B*) доминирует над морщинистой (*в*) (рис. 26).

По закону единообразия гибридов первого поколения все потомки скрещивания двух вышеописанных гомозигот имели жёлтые гладкие семена. Мендель продолжил опыт, скрестив два растения из первого поколения. В результате он выяснил, что при дигибридном скрещивании у каждой особи образуется четыре вида гамет: *АВ*, *Ав*, *аВ* и *ав*, а при случайном их слиянии могут развиться $4 \times 4 = 16$ видов зигот. Очевидно, что возникает 9 видов генотипов: *ААВВ*, *ААВв*, *АаВВ*, *АаВв*, *ААвв*, *Аавв*, *ааВВ*, *ааВв* и *аавв*, так как в 16 сочетаниях есть повторения. Эти 9 генотипов проявляются в виде 4 фенотипов: жёлтые + гладкие, жёлтые + морщинистые, зелёные + гладкие и зелёные + морщинистые семена. Численное соотношение этих фенотипических вариантов таково: 9 растений с жёлтыми и гладкими горошинами, 3 — с жёлтыми и морщинистыми, 3 — с зелёными и гладкими и 1 — с зелёными и морщинистыми.

Позже, уже в XX в., для удобства подсчёта всех комбинаций гамет первого поколения английский генетик *Реджинальд Пеннет* предложил записывать комбинации генов по сторонам решётки, получившей его имя. Эта **решётка Пеннета** позволяет наглядно представить все возможные сочетания генов в гаметах и результаты их слияния.

Закон независимого наследования признаков. Если рассмотреть результаты опытов Менделя по дигибридному скрещиванию отдельно по каждому из признаков, т. е. расщепление по цвету и по форме горошин, то мы увидим, что соотношение $12:4 = 3:1$, характерное и для моногибридного скрещивания, сохраняется. Отсюда Грегор Мендель вывел свой третий закон.

Закон независимого наследования признаков (третий закон Менделя) — при скрещивании двух особей, отличающихся друг от друга по двум и более парам альтернативных признаков, гены и соответствующие им признаки наследуются независимо друг от друга и комбинируются во всех возможных сочетаниях (как и при моногибридном скрещивании).

Ограничения действия законов Менделя. В начале XX в. выяснилось, что законы наследственности, открытые Менделем, не всегда выполняются. В частности, они не соблюдаются в случае неполного доминирования и кодоминирования (см. § 5).

Также выяснилось, что число хромосом в клетках как животных, так и растений весьма невелико. У гороха, например, диплоидный набор составляет 14 хромосом, т. е. 7 из них зародыш получает от отцовского и ещё 7 — от материнского организмов. Однако число признаков, которые определяются генами этих хромосом, очень трудно подсчитать. Таким образом, становится ясно, что в каждой хромосоме живого организма закодирована информация о сотнях и тысячах признаков. И если гены каких-либо признаков располагаются в одной хромосоме, то они и наследуются все вместе, при этом закон независимого наследования признаков не выполняется.

Например, у душистого горошка два признака — форма пыльцы и окраска цветков — не дают независимого расщепления в потомстве в соотношении 3 : 1, и потомки остаются похожими на родительские особи. При анализе этого явления оказалось, что ген формы пыльцы и ген окраски цветка лежат в одной хромосоме. Как же наследуются признаки, гены которых расположены подобным образом? Об этом вы узнаете, прочитав следующий параграф учебника.



ДИГИБРИДНОЕ СКРЕЩИВАНИЕ • РЕШЁТКА ПЕННЕТА • НЕЗАВИСИМОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ

ПОДУМАЙТЕ

Как можно применить законы Менделя к человеку (выполнение соотношения 3 : 1 или 9 : 3 : 3 : 1), если в семье всего двое детей?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Охарактеризуйте дигибридное скрещивание.
2. Как называется скрещивание, при котором родительские пары различаются по трём признакам?
3. Сколько видов гамет образуется у гибридов первого поколения при дигибридном скрещивании?

Совершенствуемся

У овец белая окраска шерсти доминирует над чёрной, а рогатость доминирует над комолостью (безрогостью). В результате скрещивания белой комолой овцы с чёрным рогатым бараном было получено следующее потомство: баранов — 25 % рогатых белых, 25 % рогатых чёрных, 25 % комолых белых, 25 % комолых чёрных; овец — 50 % комолых белых, 50 % комолых чёрных. Определите генотипы родителей и потомства, составьте схему скрещивания. Какое практическое значение может иметь данная задача?

Это интересно



Условия выполнения законов Менделя. В соответствии с законами Менделя наследуются только *моногенные признаки.* Если за фенотипический признак отвечает несколько генов (а таких признаков абсолютное большинство), он имеет более сложный характер наследования.

Условия закона расщепления при моногибридном скрещивании, приводящие к расщеплению 3 : 1 по фенотипу и 1 : 2 : 1 по генотипу, выполняются приближённо и лишь при следующих условиях:

- изучается большое число скрещиваний (большое число потомков);
- гаметы, содержащие аллели *А* и *а*, образуются в равном числе (обладают равной жизнеспособностью);
- нет избирательного оплодотворения: гаметы, содержащие любой аллель, сливаются друг с другом с равной вероятностью;
- зиготы (зародыши) с разными генотипами одинаково жизнеспособны;
- родительские организмы принадлежат к чистым линиям, т. е. действительно гомозиготны по изучаемому гену (*АА* и *аа*);
- изучаемый признак действительно моногенный.

Условия выполнения закона независимого наследования включают все перечисленные выше условия для соблюдения закона расщепления, а также ряд дополнительных: расположение генов, отвечающих за изучаемые признаки, в разных парах хромосом (несцепленность).

Условие выполнения закона чистоты гамет подразумевает нормальный ход мейоза. Например, в результате нерасхождения хромосом в одну гамету могут попасть обе гомологичные хромосомы из пары. В этом случае гамета будет нести по паре аллелей всех генов, которые содержатся в данной паре хромосом. Возможны и другие варианты.

§ 7 Хромосомная теория. Генетика пола. Наследование, сцепленное с полом

Вспомните:

1. Сколько хромосом в клетках тела человека?
2. Сколько хромосом в гаметах человека?

Закон Моргана. В начале XX в. американский генетик *Томас Морган* (1866—1945) и сотрудники его лаборатории избрали основным объектом для исследований неприхотливую плодовую мушку дрозофилу (*Drosophila melanogaster*), у которой в клетках имеется всего 8 хромосом. Их исследования показали, что гены, расположенные в одной хромосоме, при мейозе попадают в одну гамету, т. е. наследуются сцепленно, причём у каждого гена в хромосоме есть своё, строго определённое место — *локус* данного гена. Правило, описывающее это явление, получило название *закона Моргана*.

Закон Моргана: сцепленные гены, расположенные в одной хромосоме, наследуются совместно (т. е. сцепленно).



Томас Морган

Но и закон Моргана не всегда соблюдается — среди гибридов второго поколения обязательно есть особи с перекомбинацией признаков, гены которых лежат в одной хромосоме. Казалось бы, кодируемые ими признаки должны обязательно проявляться вместе, но этого не происходит. Почему же? Морган доказал, что в первую профазу мейоза при образовании гамет гомологичные хромосомы (ранее доставшиеся организму от отца и матери) тесно сближаются (конъюгируют), так что аллельные гены оказываются расположеными друг напротив друга. В этот очень короткий момент хромосомы могут разрываться и обмениваться гомологичными участками с этими генами. Такое явление обмена участками ДНК между двумя гомологичными хромосомами получило название **перекрёста (кроссинговера)** (рис. 27).

Частота кроссинговера для различных генов оказалась разной. Выяснилось, что, чем дальше друг от друга в хромосоме расположены гены каких-либо двух признаков, тем выше вероятность перекрёста между ними. И наоборот, близко расположенные гены достаточно редко разделяются при перекрёсте.

Итак, кроссинговер приводит к тому, что в каждой из новообразованных хромосом присутствуют как собственные гены, так и гены её гомолога. Это повышает генетическую изменчивость, а значит, является очень важным фактором эволюционного процесса.

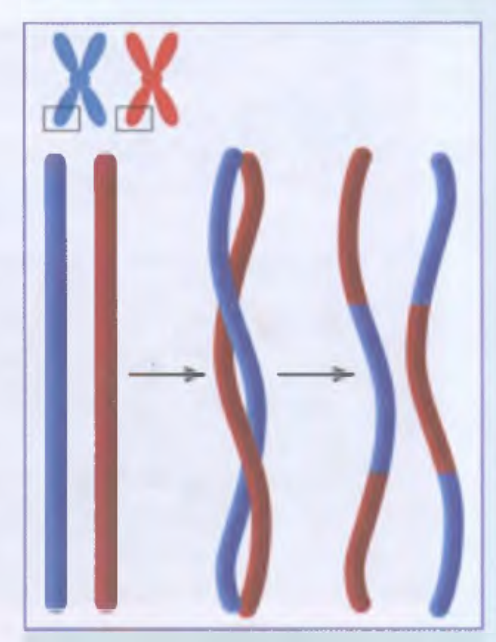


Рис. 27. Перекрёст хромосом

Хромосомная теория наследственности. Благодаря работам Моргана и его сотрудников была создана современная *хромосомная теория наследственности*. Ниже перечислены её основные положения.

Хромосомная теория наследственности:

1. Ген представляет собой участок (локус) хромосомы. Таким образом, хромосома представляет группу линейно сцепленных друг с другом генов.
2. Аллельные гены расположены в одних и тех же локусах гомологичных хромосом.
3. Во время мейоза может происходить перекрёст (кроссинговер), который представляет собой обмен аллельными генами между соответствующими локусами гомологичных хромосом.

Постепенно уточнялось и понятие «ген». Дело в том, что предложивший этот термин в 1909 г. датский биолог *Вильгельм Йогансен* считал ген просто некой абстрактной единицей наследственной информации. Он совсем не связывал его с каким-либо материальным носителем, например с молекулой ДНК (любопытно, что это вещество было открыто в 1868 г., однако его до 40-х гг. XX столетия считали всего лишь формой запасания фосфора в организме и никак не связывали с наследственностью и изменчивостью).

Открытия же Моргана и его коллег показали, что ген — это вполне материальная субстанция, участок ДНК, в котором закодирован какой-либо признак. В настоящее время ген определяют как участок ДНК, в котором заключается информация о структуре какого-либо белка (рис. 28).

Генетика пола. Большинство животных представлено особями мужского и женского пола. Поскольку соотношение между числом особей этих двух полов, как правило, составляет 1 : 1 (рис. 29), то Грегор Мендель предположил, что одна из родительских особей должна быть гомозиготой, а другая — гетерозиготой по признаку пола.

Это предположение подтвердил Томас Морган в опытах на дрозофилах, в результате которых выяснилось, что самцы и самки различаются по набору

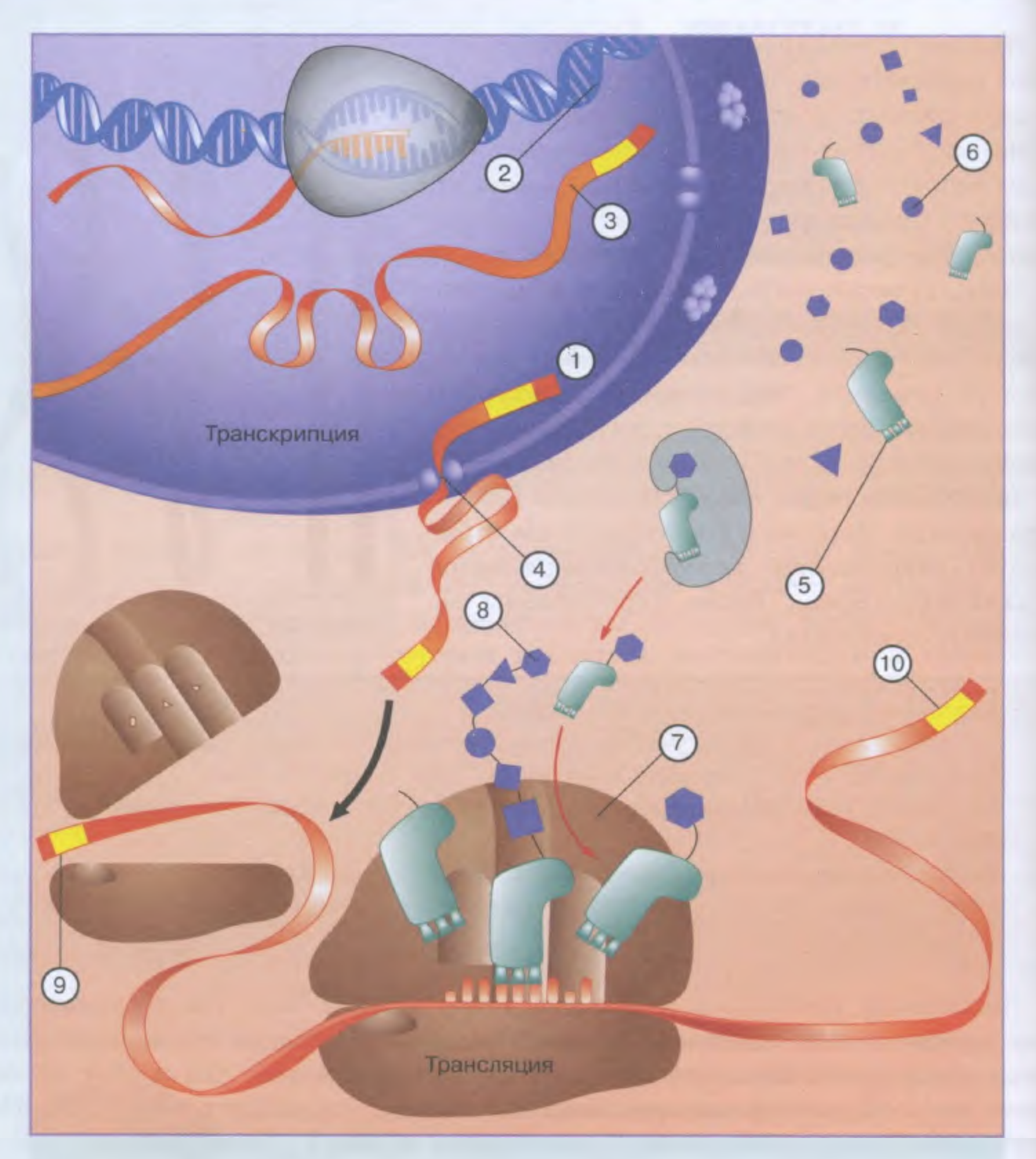


Рис. 28. Реализация наследственной информации: *1* — ядро, *2* — ДНК, *3* — иРНК, *4* — ядерная пора, *5* — тРНК, *6* — аминокислота, *7* — рибосома, *8* — полипептидная цепь, *9* — старт-кодон, *10* — стоп-кодон

хромосом. У представителей разных полов дрозофил, как и у некоторых других животных, все хромосомы, кроме одной пары, одинаковы, их называют **аутосомами** (их у плодовых мушек три пары). А вот одна пара хромосом (**половые хромосомы**) у представителей разных полов различается: у самок это *X*-хромосома, а у самцов — *Y*.

Тем не менее у плодовых мушек пол зависит не только от наличия определённых половых хромосом, но и от соотношения их числа с количеством аутосом. При соотношении, равном 1, особь развивается в самку, а если оно

равно $^1/_2$ — то в самца. Например, особь с генотипом $XXXY$ + 4 аутосомы будет самкой, ибо соотношение $X : A = 1$. И даже наличие Y-хромосомы тут ничего не меняет. Вообще у дрозофил эта хромосома определяет лишь плодовитость самцов — в ней находятся гены, запускающие сперматогенез, а формирование пола от неё не зависит (как это наблюдается у человека).

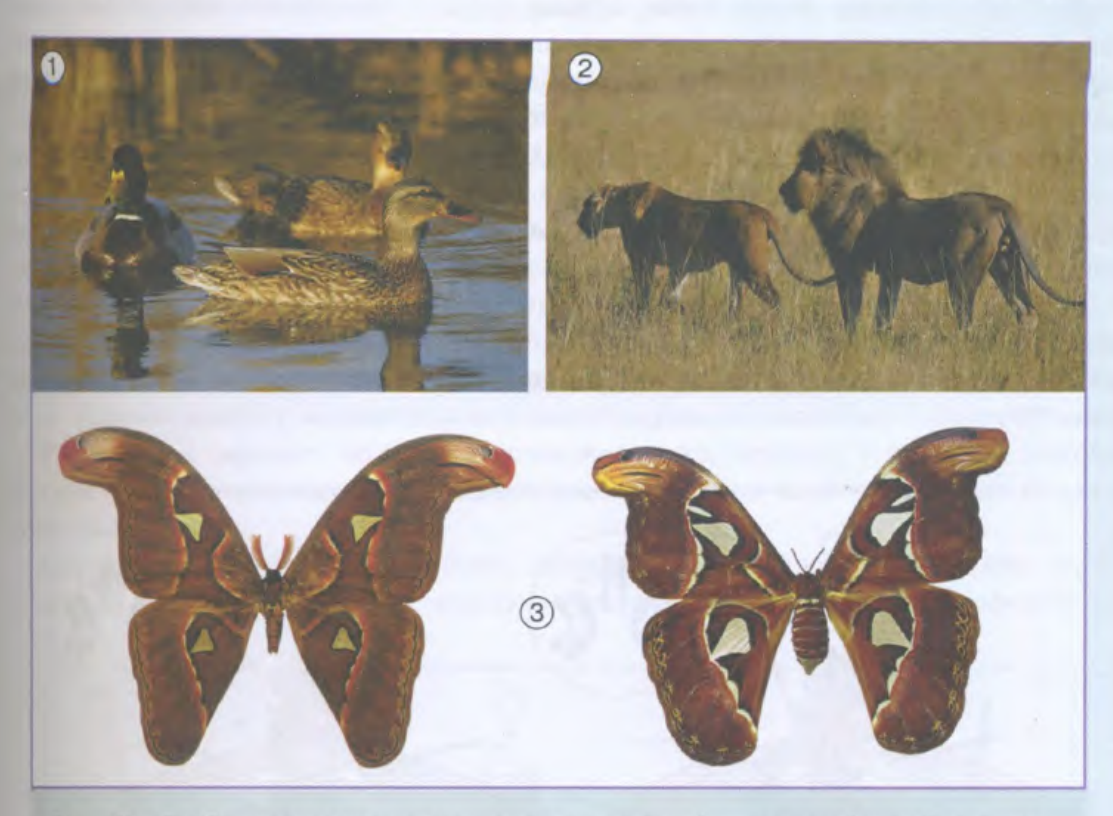


Рис. 29. Особи двух полов у разных организмов: *1* — самец (слева) и самки (справа) кряквы обыкновенной (*Anas platyrhynchos*), *2* — самка (слева) и самец (справа) льва (*Panthera leo*), *3* — самец (слева) и самка (справа) павлиноглазки атласа (*Attacus atlas*)

При нарушении этих соотношений могут появляться бесплодные особи — интерсексы (если отношение половых хромосом к аутосомам промежуточное между единицей и $^1/_2$), суперсамцы (отношение меньше $^1/_2$) и суперсамки (отношение больше 1).

Тем не менее достаточно часто в процессе образования гамет во время мейоза у самок дрозофил образуется один вид яйцеклеток: 3 аутосомы + X-хромосома, а у самцов образуется с равной вероятностью два вида сперматозоидов: 3 аутосомы + Y-хромосома, или 3 аутосомы + X-хромосома. Поскольку в яйцеклетках самок дрозофилы содержится только X-хромосома, то женский пол называют **гомогаметным**. В отличие от них, гаметы самцов могут содержать, помимо аутосом, как Y-, так и X-хромосомы. Поэтому их пол называют **гетерогаметным**.

У человека, как и других млекопитающих, гомогаметны (XX) самки, а самцы гетерогаметны (XY). Но у птиц и некоторых рептилий картина будет обратной, у этих животных гетерогаметными являются самки, а гомогаметными — самцы.

Бывают также живые существа, у которых отсутствуют половые хромосомы. У некоторых из них (пчёлы, осы, муравьи) пол зависит от числа хромосомных наборов: гаплоидные самцы развиваются из неоплодотворённых яиц, а диплоидные самки — из оплодотворённых. Некоторые живые существа могут менять пол в течение своей жизни, причём не один раз — особенно интересны в этом отношении рыбки меченосцы из рода *Xiphophorus*, которые могут становиться то самцом, то самкой в зависимости от того, каких особей — женского или мужского пола — в данный момент больше в популяции (соответственно пол меняется на тот, носители которого пребывают в недостатке).

Большинство видов организмов обладают характерным и постоянным набором хромосом — **кариотипом**. Полная структура хромосомного набора того или иного объекта может быть представлена наглядно на кариограмме (рис. 30).

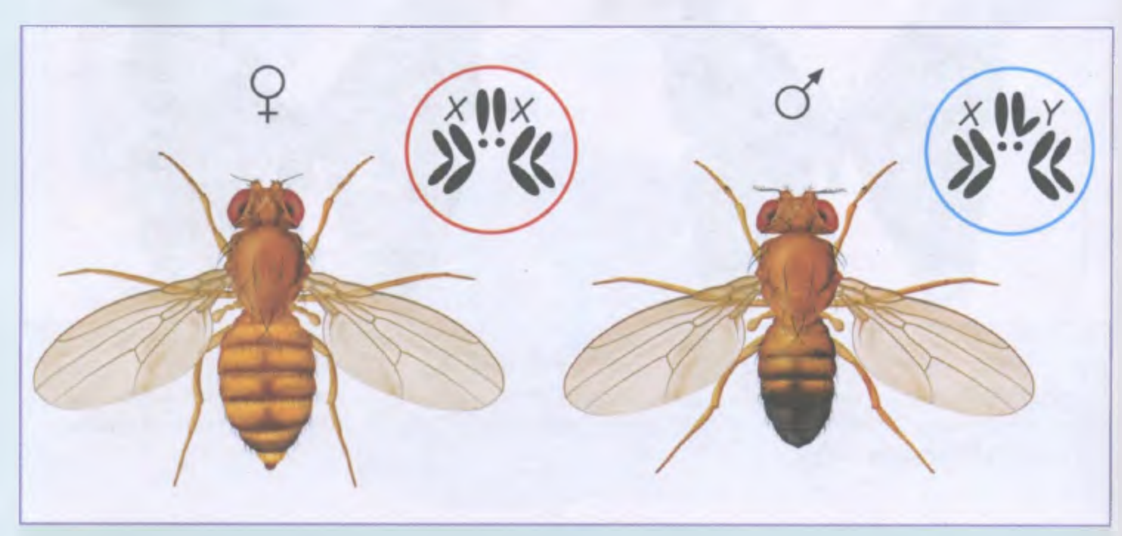


Рис. 30. Дрозофила и её кариотип

Кариотип — это совокупность признаков (число, размеры, форма и т. д.) полного набора хромосом, присущая клеткам данного биологического вида (*видовой кариотип*), или данного организма (*индивидуальный кариотип*), или линии (клона) клеток.

Наследование признаков, сцепленных с полом. В половых хромосомах, как и в аутосомах, расположено множество различных генов, не имеющих отношения к формированию половых признаков. И если ген, кодирующий именно такой

признак, расположен в половой хромосоме, то о таком признаке говорят, что он **сцеплен с полом** (рис. 31).

Например, у человека в X-хромосоме расположен ген белка F $VIII$, который играет важную роль в процессе свёртывания крови. Если это доминантный ген F, то белок будет продуцироваться в достаточных количествах и кровь будет сворачиваться нормально, а если это рецессивный ген f, то кровь вообще не будет сворачиваться из-за недостаточного количества (или отсутствия) нужного белка (это приводит к заболеванию, называемому ***гемофилией А***).

Поскольку в Y-хромосоме аллельной пары этому гену нет, то если мальчику от мамы достанется ген f, он будет страдать гемофилией, а если ген F, то вырастет здоровым человеком. Что касается девочек, то раз у них имеется две X-хромосомы, т. е. в каждой клетке их организма присутствует аллельная пара, варианты фенотипа могут быть следующие:

$X^F X^F$ — здоровый организм;

$X^F X^f$ — такая девочка не страдает гемофилией из-за того, что у неё имеется аллель F, однако она может в дальнейшем передать «дефектный» аллель f своим детям. Именно поэтому обладательницу такого варианта называют ***носительницей***;

$X^f X^f$ — такой вариант, хоть он и возможен теоретически, в природе никогда не встречается, поскольку его обладательницы гибнут ещё на ранних стадиях развития зародыша.

Как видите, женщины могут быть лишь носительницами гемофилии А, но никогда не болеть ей, тогда как мужчины являются и носителями «дефектного»

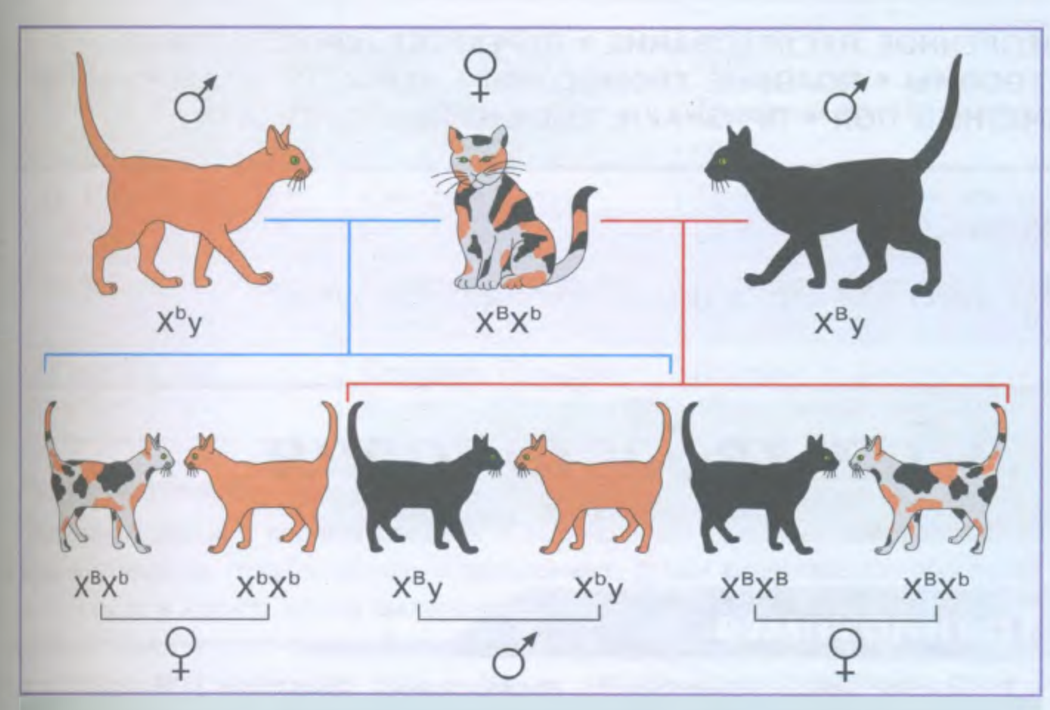


Рис. 31. Наследование признаков у кошек: трёхцветный черепаховый окрас (торти) обеспечивается наличием обоих аллелей, B и b, которые есть лишь в X-хромосоме, поэтому признак сцеплен с полом

аллеля, и теми, кто страдает от данной болезни. Подобным образом наследуется и *дальтонизм* — неспособность мужчин различать красный и зелёный цвета. Женщины в этом случае в основном являются носительницами заболевания, поскольку дальтоников женского пола (вариант $X^a X^a$) выживает всего 0.3% (рис. 32).



Рис. 32. Наследование признаков, сцепленных с полом, у человека



СЦЕПЛЕННОЕ НАСЛЕДОВАНИЕ • ПЕРЕКРЁСТ (КРОССИНГОВЕР) • АУТОСОМЫ • ПОЛОВЫЕ ХРОМОСОМЫ • КАРИОТИП • ГЕТЕРО- И ГОМОГАМЕТНЫЙ ПОЛ • ПРИЗНАКИ, СЦЕПЛЕННЫЕ С ПОЛОМ

ПОДУМАЙТЕ

Что может привести к нарушению сцепления генов?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. Почему закон независимого наследования признаков Г. Менделя часто не выполняется?
2. Когда происходит перекрёст (кроссинговер) и почему он так важен для эволюции?

3. Перечислите положения хромосомной теории Т. Моргана.
4. Объясните явление кроссинговера и его значение.
5. Какое значение имеет знание о наследовании, сцепленном с полом, у человека?

Совершенствуемся

1. Используя материалы открытой энциклопедии, изучите таблицу 1.

Таблица 1

Некоторые болезни человека, вызванные аномалиями кариотипов

Кариотипы	Болезнь	Комментарий
47, *XXY*; 48, *XXXY*;	Синдром Клайнфельтера	Полисомия по *X*-хромосоме у мужчин
45 *X* 0; 45*X* 0/46*XX*; 45, *X*/46, *XY*; 46, *X* iso (*Xq*)	Синдром Шерешевского — Тёрнера	Моносомия по *X*-хромосоме, в том числе и мозаицизм
47, *XXX*; 48, *XXXX*; 49, *XXXXX*	Полисомии по *X*-хромосоме	Наиболее часто — трисомия *X*
47, *XX*, 21+; 47, *XY*, 21+	Синдром Дауна	Трисомия по 21-й хромосоме
47, *XX*, 18+; 47, *XY*, 18+	Синдром Эдвардса	Трисомия по 18-й хромосоме
47, *XX*, 13+; 47, *XY*, 13+	Синдром Патау	Трисомия по 13-й хромосоме
46, *XX*, 5p-	Синдром кошачьего крика	Делеция короткого плеча 5-й хромосомы
46 *XX* или *XY*, del 15q11-q13	Синдром Прадера — Вилли	Делеция в длинном плече 15-й хромосомы

2. Решите генетические задачи.

Женщина-правша с карими глазами и нормальным зрением выходит замуж за мужчину-правшу, голубоглазого и дальтоника. У них родилась голубоглазая дочь — левша и носительница дальтонизма. Какова вероятность того, что следующий ребёнок в этой семье будет левшой и будет страдать дальтонизмом, если известно, что карий цвет глаз и умение владеть преимущественно правой рукой — доминантные аутосомные не сцепленные между собой признаки, а дальтонизм — рецессивный, сцепленный с X-хромосомой признак? Определите, какой цвет глаз возможен у больных детей.

Алкогольная зависимость определяется доминантным аутосомным геном (A), а потребность в курении табака — сцепленным с полом рецессивным геном (b). Курящий и пьющий мужчина женится на женщине, которая не курит и не пьёт. Мужчина гетерозиготен по гену алкоголизма, а женщина гетерозиготна по гену табакокурения. Определите:

1) с какой вероятностью в этой семье могут родиться дети со склонностью к алкоголизму;
2) с какой вероятностью могут родиться дети со склонностью к курению;
3) с какой вероятностью могут родиться дети со склонностью к курению и алкоголизму одновременно;
4) с какой вероятностью эти дети будут мальчиками.

Шаги к успеху

Как решать генетические задачи с учётом сцепленного наследования.

1. Внимательно прочитайте условие задачи.
2. Запишите объект исследования, признак и ген, его обозначающий:

Объект	Ген	Признак
Человек	D	Здоров
	d	Дальтоник

3. Определите и запишите генотипы родителей, подпишите признаки, обозначаемые генотипом.

$$X^D X^D \times X^d Y$$

Мать здорова   Отец дальтоник

4. Определите типы гамет и число групп сцепления. Помните, что гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления, а число групп сцепления равно гаплоидному числу хромосом. Учитывайте, что при сцепленном наследовании доминантные и рецессивные гены могут находиться в одной из гомологичных хромосом (транс-положение) или в разных гомологичных хромосомах (цис-положение).
5. Составьте схему скрещивания и определите признаки потомков.

Это интересно

Конечно, хромосомы сильно различаются по форме и размерам, но всё-таки у человека в 23 хромосомах гамет содержится около 100 000 генов и можно посчитать, сколько в среднем генов составляют одну хромосому.

У крокодилов половые хромосомы не обнаружены. Пол зародыша, развивающегося в яйце, зависит от температуры окружающей среды: при высоких температурах развивается больше самок, а в том случае, если прохладно — больше самцов.

Закономерности изменчивости

§8

Вспомните:

1. Какими основными свойствами обладают живые организмы?
2. Что такое изменчивость?
3. Что такое вегетативное размножение?

Как вы помните, изменчивостью называют свойство живых организмов существовать в различных формах, которое может реализоваться у отдельных организмов или клеток в ходе индивидуального развития или в пределах группы организмов в ряду поколений при половом или бесполом размножении (см. § 4).

Существуют различные подходы к классификации изменчивости. В зависимости от того, какие основания берут учёные для неё, а также от того, на каком уровне организации рассматривается данное жизненное свойство, эта классификация может быть разной. На организменном уровне следует прежде всего различать *фенотипическую,* или, как её чаще называют, *модификационную*, а также *генотипическую*, которая подразделяется на *комбинативную* (*комбинационную*) и *мутационную,* изменчивости (рис. 33).



Рис. 33. Виды изменчивости

Модификационная изменчивость. Любые существа одного вида различаются между собой. Например, два гончих щенка от породистых родителей будут иметь прекрасный набор генов, который у обоих будет практически или полностью одинаковым, если они — однояйцевые близнецы. Но если одного щенка кормить так, как это требует инструкция по содержанию, а второго недокармливать, то через короткое время будет видна большая разница в фенотипе этих двух животных: один, как и его родители, станет чемпионом, а другой окажется совершенно заурядной собакой.

Можно также рассмотреть развитие двух кустов крыжовника, полученных путём вегетативного размножения от одного исходного растения. Они имеют одинаковый генотип. Но если условия (почва, влага, освещённость), в которых оказались эти два куста, будут различны, то они не будут похожи друг на друга, да и урожай ягод с каждого из них будет сильно отличаться от такового, собранного с «родственника».

Такие изменения в фенотипе организмов, которые не затрагивают генотип и не передаются следующим поколениям, называют **модификациями**, а этот вид изменчивости носит название **модификационной** (также его иногда называют *фенотипической* или *ненаследственной* изменчивостью).

Пределы модификационной изменчивости определяются генами и называются **нормой реакции**. Например, рост самой маленькой женщины на Земле был всего-то около 50 см, а рост самого высокого мужчины — 286 см. Однако принципиально невозможно появление на свет человека с ростом 10 или, наоборот, 700 см, поскольку этого не позволяет норма реакции. Для некоторых признаков, таких как вес крупного рогатого скота или его удойность, норма реакции бывает очень широкой. Но, например, для такого признака, как окраска кроликов, она будет узкой.

Таким образом, можно сделать очень важный вывод: *часто наследуется не признак, а способность проявить этот признак в определённых условиях*, т. е. наследуется норма реакции организма на условия окружающей среды.

Комбинативная изменчивость. В основе комбинативной (комбинационной) изменчивости лежит перекомбинация генов во время мейоза, которая происходит в каждой гамете самым непредсказуемым образом. При этом в организме потомков сочетаются хромосомы, доставшиеся им от бесчисленных поколений предков с обеих сторон (рис. 34). Да и сами эти хромосомы, как правило, изменяются в результате перекрёста (кроссинговера). Большой вклад в комбинативную изменчивость вносит и то, что встреча гамет друг с другом при оплодотворении носит случайный характер.

Мутационная изменчивость. Тем не менее главной причиной появления новых признаков и свойств у живых существ являются **мутации**.

Мутации — это спонтанные изменения в генотипе, происходящие под влиянием каких-либо факторов внешней или внутренней среды.

Следует заметить, что в фенотипе эти изменения могут проявляться не особенно часто, однако иногда они всё-таки могут привести к резкому изменению признаков. Кроме того, мутации могут передаваться по наследству следующим поколениям.

Среди мутаций выделяют *генные*, *хромосомные* и *геномные* (рис. 35).

Генные (точечные) мутации наблюдаются наиболее часто. Они возникают при изменении структуры ДНК в пределах одного гена. В результате происходит искажение структуры белка, который выполняет какую-то функцию в организ-

ме. Это значит, что какой-то признак будет изменён или утрачен. Примером проявления генных мутаций может служить быстрое приспособление патогенных бактерий к лекарствам.

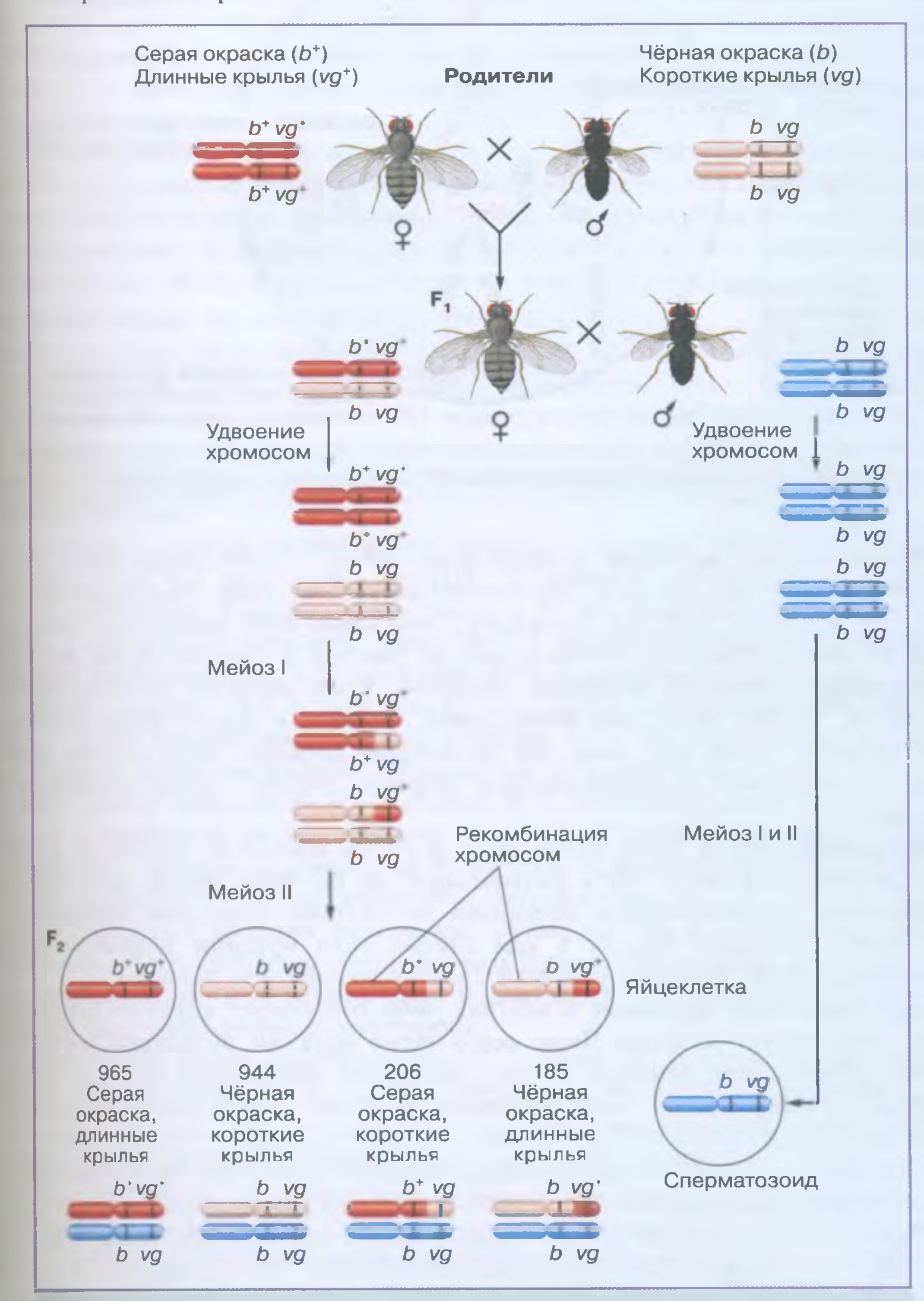


Рис. 34. Комбинативная изменчивость у дрозофилы

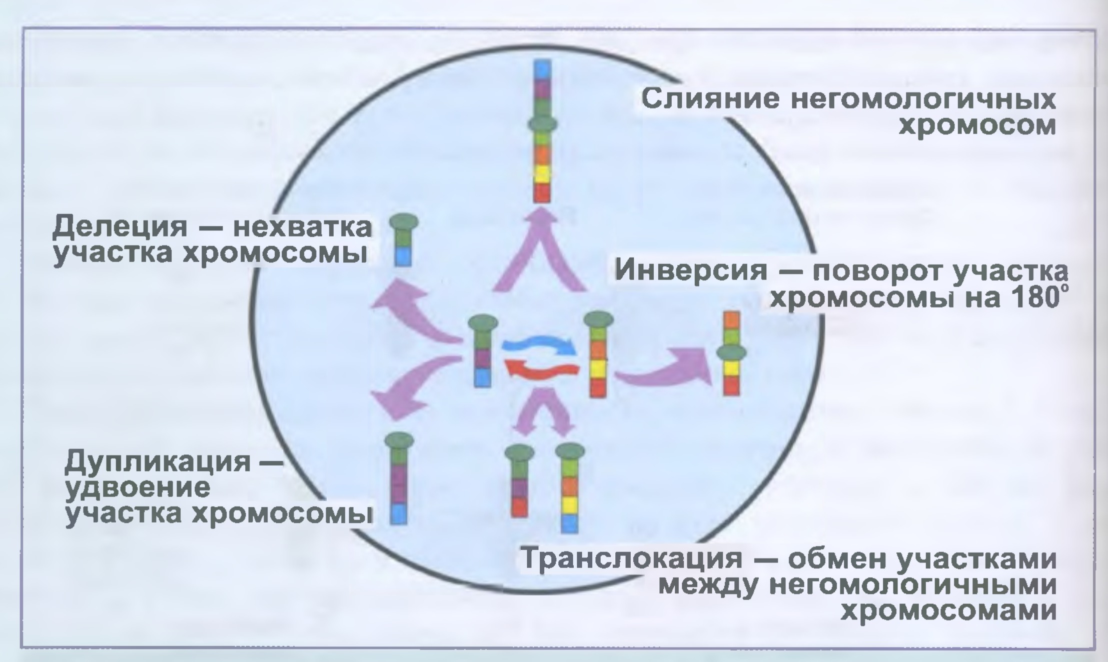


Рис. 35. Виды хромосомных мутаций

Хромосомные мутации представляют собой значительные изменения в структуре хромосом, которые затрагивают несколько генов. Различают несколько видов подобных мутаций. Например, если какая-либо хромосома утрачивает один из своих концевых участков или же участок в средней части, то такую хромосомную мутацию называют *делецией*. Если какая-то часть хромосомы удвоилась, то это называют *дупликацией*. Бывают и другие виды хромосомных мутаций, такие как *инверсии* (изменение порядка генов участка хромосомы на обратный) и *транслокации* (перенос участка одной хромосомы на другую).

В зависимости от того, какие гены и каких хромосом затронуты мутациями, последствия могут быть различными: от быстрой гибели или тяжёлого заболевания развивающегося организма до полного отсутствия проявления в фенотипе. Последнее бывает в том случае, если мутации затронули только «молчащие» гены, которые утратили своё эволюционное значение.

При **геномных мутациях** в клетках либо отсутствует какая-то хромосома, либо присутствует лишняя. Чаще всего такие мутации возникают тогда, когда при образовании гамет в мейозе хромосомы какой-либо пары, расходясь, попадают в одну гамету. Соответственно, в другой гамете одной из хромосом не будет.

Как наличие лишней хромосомы, так и её отсутствие часто приводят к неблагоприятным изменениям в фенотипе. Например, при нерасхождении 21-х хромосом у женщин могут образовываться яйцеклетки, содержащие две подобные хромосомы. Если такая яйцеклетка будет оплодотворена, то на свет появится ребёнок с *синдромом Дауна*. Такие дети, обладающие весьма характерной внешностью, страдают патологией внутренних органов, а также пси-

хическими расстройствами. К сожалению, эта мутация является весьма распространённой, и поэтому дети с синдромом Дауна рождаются довольно часто.

Другой разновидностью геномных мутаций является **полиплоидия** — кратное n (одинарному набору) увеличение числа хромосом в клетках. В этом случае соматические клетки полиплоидных организмов могут содержать $3n$, $4n$, $6n$, $8n$ и т. д. хромосом. Полиплоидия часто встречается у растений и широко применяется в сельском хозяйстве.

Те мутации, которые никак не влияют на приспособленность организма к условиям окружающей среды (т. е. не делают его более или менее уязвимым), называют *нейтральными*. Примером проявления таких мутаций может служить наличие веснушек и рыжего окраса волос у человека. Это происходит при изменении гена *Mc1r*, который отвечает за выработку пигмента меланина.

Мутационная теория. На первый взгляд может показаться, что большинство мутаций возникает без каких-либо причин, однако это не так — такие причины есть, но мы просто не всегда можем их сразу обнаружить. Факторы, вызывающие мутации, называют **мутагенными**. Их можно разделить на несколько групп.

Во-первых, частота мутаций резко возрастает под действием даже небольших доз ионизирующего излучения. Таким образом, можно говорить о *радиационном* факторе.

Во-вторых, мутации вызывают те вещества, которые способны нарушать структуру генов. т. е. действовать на ДНК. К таковым относятся многие искусственно полученные токсины (в том числе и те, что используются как средства борьбы с вредителями сельского хозяйства), а также некоторые вещества естественного происхождения, т. е. здесь идёт речь о *химических* мутагенах.

Следует заметить, что самым известным «депо» таких мутагенов является табак — в нём содержится несколько десятков веществ, вызывающих мутации (см. раздел «Совершенствуемся»). Получается, что любители сигарет, сами того не зная, калечат гены своих сперматозоидов и яйцеклеток и тем самым обрекают на страдания от наследственных заболеваний своих потомков.

В-третьих, мутации вызывают и различные изменения физических параметров окружающей среды: например, температуры или солёности. Здесь уместно говорить о влиянии *физических* мутагенов. Ну и в-четвёртых, иногда повреждение ДНК случается из-за ошибки белков, осуществляющих репликацию, транскрипцию или ремонт этой молекулы, т. е. от действия внутренних факторов (*внутриклеточных* мутагенов).

Мутационная теория была разработана в начале XX в. голландским учёным *Гуго де Фризом* (1848—1935). Ниже перечислены её основные положения.

Мутационная теория:

1. Мутации внезапны как дискретные изменения признаков.
2. Новые формы устойчивы.
3. В отличие от ненаследственных изменений, мутации не образуют непрерывных рядов, не группируются вокруг какого-либо среднего типа. Они являют собой качественные скачки изменений.

4. Мутации проявляются по-разному и могут быть как полезными, так и вредными.
5. Вероятность обнаружения мутаций зависит от числа исследуемых особей.
6. Сходные мутации могут возникать неоднократно.



МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ • МОДИФИКАЦИИ • НОРМА РЕАКЦИИ • КОМБИНАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ • МУТАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ • МУТАЦИИ: ГЕННЫЕ, ХРОМОСОМНЫЕ, ГЕНОМНЫЕ • ПОЛИПЛОИДИЯ • МУТАГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

ПОДУМАЙТЕ

1. Почему мутации проявляются редко?
2. Почему большинство мутаций вредные? Могут ли мутации быть полезными? Приведите примеры.

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Что называют изменчивостью? Какие виды изменчивости вам известны? Что лежит в основе классификации этого свойства?
2. Составьте сравнительную таблицу генотипической и фенотипической изменчивости.
3. Приведите примеры признаков с широкой и узкой нормами реакции.
4. Может ли модификационная изменчивость лежать в основе эволюционного процесса?
5. Какие признаки подвергаются модификациям чаще?
6. Перечислите возможные причины мутаций.



Совершенствуемся

Прочитайте текст и, используя полученную информацию, ответьте на вопрос: какие вещества, содержащиеся в сигарете, наносят вред непосредственно курильщику, какие — его потомкам, а какие — и ему, и его потомкам? Ответ представьте в виде таблицы или схемы.

Чем грозит всего одна сигарета? Известно, что в состав сигареты входит огромное число органических соединений. Кроме того, какое-то количество их

появляется при сгорании табака в процессе курения. Согласно последним оценкам, во время курения человек вдыхает около 7360 различных органических и неорганических соединений. И хотя среди них нет ни одного, которое было бы полезно для здоровья, наибольшую опасность представляют 70 веществ, которые оказывают весьма негативное влияние на организм человека. Их можно разделить на четыре группы:

1. Стимуляторы.
2. Отравляющие вещества.
3. Канцерогены и мутагены.
4. Тератогены.

Давайте рассмотрим «подрывную» деятельность некоторых из этих соединений более подробно.

Стимуляторы. Наиболее известным стимулятором, содержащимся в сигарете, является *пиридин-3-N-метилпирролидин* ($C_{10}H_{14}N_2$), или *никотин*. Он представляет собой тёмную маслянистую жидкость с резким запахом и очень горьким вкусом, которая хорошо растворяется в жирах (именно поэтому никотин очень легко проходит через плазматические мембраны внутрь клеток). Сам по себе никотин не вызывает никаких заболеваний (в том числе и онкологических), однако именно он виноват в том, что у курильщика постепенно формируется зависимость от табака, которая представляет собой «широкие ворота» в организм для различных мутагенов, канцерогенов и т. п.

С этим веществом связано несколько весьма популярных заблуждений. Например, многие верят в то, что капля никотина убивает лошадь, или в то, что этот алкалоид оказывает успокаивающее действие (последнее заблуждение активно поддерживают сами курильщики, говорящие о том, что сигарета их успокаивает). На самом деле для того, чтобы убить среднестатистическую лошадь, потребуется ввести ей в кровь 450 мг очищенного никотина, т. е. около девяти капель (средняя капля жидкости похожей плотности будет включать примерно 50 мг вещества). В каждой же сигарете содержится примерно 10 мг чистого никотина, а при её выкуривании в организм попадает не более 20% от этого количества. Поэтому-то один из самых сильных ядов растительного происхождения убивает курильщика не сразу, а постепенно, путём формирования никотиновой зависимости.

Что касается утверждения о том, что никотин якобы помогает успокоиться, то и оно не соответствует действительности. Из-за того что этот алкалоид по своей структуре немного похож на медиатор ацетилхолин, он может воздействовать на никотиновые ацетилхолиновые рецепторы, находящиеся в синапсах нервных клеток. Когда подобное воздействие испытывают клетки симпатической нервной системы, то они стимулируют выброс гормона *адреналина* мозговым веществом надпочечников. Ну а адреналин, как мы помним, вызывает ускорение сердцебиения, увеличение кровяного давления и учащение дыхания, а также возрастание уровня глюкозы в крови. Именно поэтому никотин может провоцировать такие заболевания, как сахарный диабет второго типа (он вызывается постоянно высоким уровнем глюкозы в крови), и артериальная гипертония (она возникает из-за постоянно высокого кровяного давления).

Итак, несмотря на то что ни одно из вышеупомянутых заболеваний не связано с никотином непосредственно, тем не менее этот коварный алкалоид может способствовать их возникновению. А как же ему удаётся вызывать никотиновую зависимость? Дело в том, что никотин способен подавлять работу монаминоксидазы — фермента, расщепляющего многие медиаторы-амины, работающие в синапсах нейронов головного мозга. Таким образом, эти вовремя не уничтоженные медиаторы вновь соединяются с рецепторами и вызывают возбуждение определённых нервных клеток. А поскольку одним из таких медиаторов является дофамин, который возбуждает нейроны в центрах удовольствия мозга, то поначалу выкуривание каждой сигареты сопровождается ощущением удовольствия и комфорта.

Интересно, что через какое-то время это ощущение удовольствия проходит (поскольку, как мы помним, наш мозг быстро начинает игнорировать любое постоянное воздействие), однако к тому времени никотиновая зависимость оказывается сформированной — теперь для того, чтобы вновь и вновь испытать чувство комфорта, курильщик вынужден постоянно обращаться к сигарете. Ну а поскольку с каждым разом мозг начинает всё быстрее игнорировать воздействие дофамина на центр удовольствия, то количество выкуриваемых сигарет, необходимых для достижения комфортного состояния, начинает возрастать. Так курильщики оказываются в созданной ими самими ловушке — доходит до того, что некоторые из них, выкуривая около ста сигарет в день, всё равно не могут достичь того состояния комфорта и удовлетворения, которое посетило их при выкуривании первой сигареты!

Другим стимулятором, содержащимся в табаке, является *бутадиен-1,3*, он же *дивинил* ($CH_2=CH-CH=CH_2$), — простой ненасыщенный углеводород. Это вещество, воздействуя на клетки сердечной мышцы, вызывает учащение сердцебиения и, следовательно, повышает вероятность возникновения инфарктов и инсультов.

Отравляющие вещества. Во время курения при сгорании жиров, содержащихся в клетках табачных листьев, образуется очень опасное вещество *акролеин* (альдегид акриловой кислоты, $H_2C=CH-CHO$). Это соединение даже в малых количествах вызывает раздражение слизистых оболочек дыхательных путей и обильное слёзоотделение. Именно акролеин несёт ответственность за постоянный кашель курильщика и слезящиеся глаза у тех, кто вдруг случайно оказался в полосе концентрированного табачного дыма.

Похожее воздействие на человеческий организм оказывают *формальдегид* (CH_2O) и *ацетальдегид* (CH_3CHO), которые также образуются во время горения табака при окислении содержащихся в нём спиртов. Кроме того что оба эти вещества весьма токсичны, их также подозревают в том, что они к тому же обладают и канцерогенным эффектом. Кстати, те, кто считает, что электронные сигареты (ингаляторы с аэрозольными генераторами, аэрозоли которых содержат никотин) безвредны для здоровья, заблуждаются — формальдегид и ацетальдегид присутствуют в дыме этих «табакозаменителей», причём в таких же количествах, что и в дыме обычной сигареты (кстати, акролеин там тоже присутствует!

Канцерогены и мутагены. Основными мутагенами табачных смол являются *ароматические амины* (кстати, это именно они, а вовсе не никотин, как ошибочно полагают многие курильщики, придают табачному дыму его специфический запах), а также *N-нитрозамины*. Эти вещества, которые используются в промышленности для производства пластмасс, красителей и пестицидов, могут образовывать прочные ковалентные связи с азотистыми основаниями ДНК, мешая тем самым нормальному считыванию с неё информации и синтезу белков. Некоторые из N-нитрозаминов способны вызывать онкологические заболевания, т. е. обладают также и канцерогенным эффектом.

Сильным канцерогеном является также образующийся во время сгорания табака из некоторых органических полимеров известный вам из курса органической химии *бензол* (C_6H_6) — простейший ароматический углеводород. Даже в малых дозах это вещество способно вызывать такие тяжёлые онкологические заболевания, как лейкоз или рак костного мозга. Кроме того, бензол может оказывать негативное действие на клеточные мембраны, вызывая их деформацию и даже разрыв, а также запускать апоптоз (запрограммированную гибель) клеток эпителиальной и соединительной тканей.

Тератогены. Основными тератогенами табачных смол, т. е. веществами, вызывающими нарушение нормального развития эмбриона, являются многочисленные родственники бензола, *полиароматические углеводороды*, самый известный из которых — *бензопирен* ($C_{20}H_{12}$). Как правило, эти вещества связываются с азотистыми основаниями на тех участках ДНК, где хранится информация о белках, регулирующих развитие зародыша. В результате этого считывание информации с такого участка проходит с нарушениями и образуется дефектный белок, воздействие которого приводит к появлению врождённых уродств (аномалий развития).

Некоторые тератогены также могут препятствовать нормальному делению клеток, а некоторые — блокировать работу белков, запускающих закономерный апоптоз в определённых местах у эмбриона. Так, например, возникает *синдактилия* — врождённый порок, проявляющийся в полном или частичном сращивании пальцев кисти или стопы. Эта аномалия появляется из-за того, что апоптоз, который должен разделить будущие пальцы, оказывается «выключен» в результате действия тератогена.

Итак, как видите, каждая сигарета содержит большое количество веществ, которые по-разному влияют на наш организм, однако каждое их воздействие оказывается вредоносным (хотя и на свой лад). Этим табак отличается от любого другого наркотического препарата, который, как правило, содержит одно-два опасных для организма вещества. В табаке же таких веществ сотни, а эффект воздействия многих из них на человеческий организм ещё не изучен. Однако даже того, что известно сейчас, вполне хватает для того, чтобы понять одну простую вещь — курить табак ни в коем случае нельзя, это опасно для здоровья не только самого курильщика, но и тех, кто его окружает, а также его детей.



Это интересно

Исключения подтверждают правило. Не все признаки подвержены модификациям. Например, у человека цвет радужки глаз или группа крови определяются только генами и не зависят от условий жизни. Но очень многие признаки в значительной мере подвержены модификационной изменчивости: рост, вес, физическая сила и т. п.

Откуда берутся рецессивные аллели? Как мы помним, Грегор Мендель, открывший феномены доминирования аллелей, совсем не представлял себе молекулярные механизмы, которые вызывают это явление. Он и не мог этого знать – хотя ДНК как вещество была выделена *Фридрихом Мишером* в 1868 г. (в этом году Мендель провёл свои последние опыты с горохом — потом его избрали аббатом Старобрненского монастыря, и он прекратил исследовательскую деятельность), однако, как мы уже говорили выше, долгое время биологи никак не связывали эту кислоту с наследственностью и изменчивостью.

О том, что данное соединение имеет отношение к хранению и передаче наследственной информации, впервые заговорили только в 1944 г., после того как биологи *Освальд Эвери*, *Колин Маклауд* и *Маклин Маккарти* открыли трансформацию у бактерий — процесс поглощения прокариотической клеткой свободной молекулы ДНК и встраивания её в геном. Эта трансформация приводила к тому, что у такой клетки появлялись новые для неё наследуемые признаки, характерные для организма — донора ДНК. Ну а после того как в 1953 году *Джеймс Уотсон*, *Фрэнсис Крик*, *Морис Уилкинс* и *Розалинда Франклин* расшифровали структуру ДНК и раскрыли тайну генетического кода, все поняли, что гены на самом деле являются участками молекулы ДНК. Как же современная молекулярная генетика объясняет феномены доминантности и рецессивности аллеля? Часто к такому состоянию гомологичные гены приводят мутации, которые, однако, происходят не в кодирующей, а в регуляторной части гена.

Как вы уже знаете, перед каждым геном имеется промотор — участок, где происходит связывание с ДНК фермента ДНК-зависимой РНК-полимеразы (этот фермент и осуществляет транскрипцию). И этот участок ДНК тоже может мутировать, причём иногда таким образом, что полимераза не может его узнать и прикрепиться к нему. В этом случае, несмотря на то что кодирующая часть останется цела, ген всё равно не будет работать — ведь фермент не сможет вступить с ним в контакт и синтезировать нужную иРНК. Именно так и появляются многие рецессивные аллели — в результате мутаций, произошедших в последовательности промотора.

Впрочем, иногда в результате такой мутации происходит изменение не самой последовательности нуклеотидов, а пространственной структуры промотора — она становится, например, менее ровной. К такому промотору фермент может присоединяться, хотя куда реже, чем к промотору гомологичного доминантного гена, и рецессивный ген хоть и редко, но всё-таки работает. Это приводит к феномену, который во времена Менделя был известен под названием «неполное доминирование».

Основные методы селекции растений, животных и микроорганизмов. Биотехнология

§ 9

Вспомните:

1. Чем искусственный отбор отличается от естественного?
2. Какие виды гибридизации вам известны?
3. Какой процесс называют гаметогенезом?
4. Что такое мутагенез?
5. Что такое чистая линия?

Человек впервые занялся селекцией ещё в каменном веке, когда начал одомашнивать диких животных. Первой, по-видимому, была одомашнена собака (около 36 тыс. лет назад), диким предком которой был волк. Домашние коза (её предком был безоаровый козёл) и овца (произошла от азиатского муфлона) были *доместицированы* в Передней Азии примерно 10–9 тыс. лет назад. Позже были одомашнены дикие ослы в Африке и Аравии, лошади в степях Евразии (их предком был ныне исчезнувший тарпан), верблюды в Аравии, Средней и Центральной Азии, индейка и лама в Америке и др.

Доместикация (от лат. *domesticus* — домашний) — одомашнивание, превращение диких животных в домашних (путём отбора, приручения, содержания и разведения в созданных человеком искусственных условиях), а также диких растений в культурные.

Окультуривание растений началось около 10 тыс. лет назад, когда человек наряду со сбором съедобных плодов, ягод, корней и листьев стал выращивать нужные ему растения, помещая их семена во взрыхлённую почву. Постепенно он научился ухаживать за посевами (поливать, освобождать от сорняков), а также охранять их от вытаптывания и поедания животными.

Следует заметить, что доместикацией в природе занимаются не только люди. Различные виды муравьёв, выращивающие грибы или разводящие тлей, также могут неосознанно создавать новые породы и расы своих «домашних» животных и растений. Это весьма похоже на ту доместикацию, которой человек занимался на ранних этапах своей социальной эволюции. Однако через

какое-то время люди начали вести осознанный отбор, стремясь закрепить у потомства проявление какого-либо конкретного признака. А вот муравьи до этой стадии одомашнивания так и не добрались.

Как только предки современных людей стали заниматься земледелием, они неосознанно начали направленную селекцию, отбирая для посева наиболее крупные семена злаков. С тех пор основными методами селекции стали гибридизация и **искусственный отбор**.

Селекция — это наука о выведении новых и совершенствовании существующих сортов растений, пород животных и штаммов микроорганизмов с необходимыми человеку свойствами.

Сортом, породой и **штаммом** называют популяцию организмов (растений, животных и микроорганизмов), искусственно созданную человеком, которая характеризуется определённым генофондом, наследственно закреплённым морфологическими и физиологическими признаками, определённым уровнем и характером продуктивности.

Селекция, опираясь на целый комплекс наук, использует их достижения для изменения наследственности растений, животных и микроорганизмов в нужном для человека направлении. Теоретической базой селекции является генетика. Также селекция использует достижения эволюционной и молекулярной биологии, биохимии и других наук.

Как мы помним из § 4, гибридизация — это процесс получения потомства (гибридов) с новыми наследственными свойствами от двух родителей, размножающихся половым путём. Целенаправленный искусственный отбор позволяет выбирать необходимых для дальнейшего скрещивания особей. У растений для получения новых ценных свойств часто применяют отдалённую гибридизацию, при которой родители относятся к разным видам, родам и т. д. Так получен *тритикале* — гибрид пшеницы и ржи.

Однако надо помнить, что межвидовые гибриды, как правило, не могут размножаться половым путём из-за неправильности течения мейоза при созревании гамет. Впрочем, если речь идёт о растениях, то этот недостаток можно и не принимать во внимание, поскольку большинство растительных организмов способно к вегетативному размножению.

Гибриды разных сортов одного вида часто отличаются особой плодовитостью и устойчивостью к неблагоприятным факторам. Это явление называют **гетерозисом**. Часто для усиления ценных свойств растений и животных применяют близкородственное скрещивание, т. е. скрещивание организмов, имеющих общих предков, — **инбридинг**. Такое скрещивание приводит к повышению постоянства фенотипических признаков в потомстве и используется как для получения линий генетически идентичных особей (инбредные линии), на которых удобно проводить биологические и медицинские эксперименты, так и для закрепления нужного признака в данной породе или сорте. Например, знаменитые орловские рысаки уже более двухсот лет скрещиваются только

между собой — привнесение в породу «чужой крови» (т. е. генов других пород) приводит к ухудшению беговых качеств этих лошадей.

В то же время селекционеру следует помнить о том, что при близкородственном скрещивании (или самоопылении у растений) может возникать *инбредная депрессия*. Она выражается в уменьшении урожайности растительных культур, измельчании животных, а также возникновении аномалий и уродств. Это объясняется тем, что после череды инбридингов в потомстве возрастает количество гомозигот по вредным рецессивным аллелям. Однако в то же время часто потомки, полученные в результате инбридинга, являются своеобразным «сырьём» для дальнейшего индивидуального отбора.

В своё время путём такого отбора было получено много культурных растений. Например, от обитающей на Кавказе дикой капусты *кежеры* были получены несколько сортов капусты: белокочанная, краснокочанная, цветная, кольраби, брокколи, брюссельская.

При селекции растений часто применяется ***полиплоидия*** — увеличение числа хромосом в клетках, кратное n (одинарному набору хромосом), т. е. $3n$, $4n$, $6n$ и т. п. Для получения полиплоидов применяется химический мутаген *колхицин*, разрушающий веретено деления в мейозе, что препятствует нормальному расхождению хромосом. При этом образуются гаметы, содержащие набор хромосом, кратный n: $2n$, $3n$, $4n$ и т. д.

У животных процесс выведения новых пород происходит медленнее, чем селекция растений. Ведь исторически животных сначала надо приручить, а кроме того, при селекции животных невозможно обойти или ускорить половое размножение. Да и потомство у них обычно гораздо малочисленнее, чем таковое у растений.

Тем не менее для получения новых пород животных применяются те же методы, что и для растений: гибридизация и искусственный отбор. Например, путём отдалённой гибридизации получен мул — гибрид лошади и осла, бестер — гибрид белуги и стерляди, нар — гибрид одногорбого и двугорбого верблюдов.

Во второй половине XX в. стали применять принципиально новые методы экспериментальной биологии — **мутагенез**, **клеточную** и **генную инженерию**. Используя эти методы, человек получил возможность резко увеличить скорость мутационного процесса, который в естественных условиях идёт очень медленно. Повышение же скорости такого процесса приводит и к возрастанию числа мутаций.

Этого можно достичь, действуя на организм различными мутагенами (радиация, ультрафиолетовые лучи, некоторые химические вещества). И хотя, как мы помним, сами по себе мутации не носят направленного характера, однако они поставляют материал, из которого селекционер отбирает организмы с интересующими его признаками.

Кроме того, традиционные методы селекции, описанные выше, имеют естественные ограничения в изменении генотипа организма. А вот методы клеточной и генной инженерии открывают возможности для создания организмов с новыми, в том числе и не встречающимися в природе, комбинациями наследственных признаков.

Клеточная инженерия основана на культивировании отдельных клеток или тканей на искусственных питательных средах. Такие клеточные культуры используют для синтеза ценных веществ, производства незаражённого посадочного материала, получения клеточных гибридов. Метод гибридизации клеток приобретает всё большее значение в селекции. Оказалось, что если взять клетки разных органов и тканей или клетки разных организмов, объединить их с помощью специальных экспериментальных приёмов в одну, то образуется новая, гибридная клетка, свойства которой будут отличаться от таковых исходных клеток.

Так, в 1975 г. английским учёным *Георгу Кёлеру* и *Сесару Мильштейну* удалось получить интересную гибридную клетку (гибридому). Она образовалась в результате слияния иммунных клеток *В*-лимфоцитов, взятых от иммунизированных мышей, с клетками опухоли костного мозга человека, культивируемыми *in vitro*.

Зачем же нужно было создавать такой клеточный гибрид? Дело в том, что людям постоянно нужны определённые антитела для различных сывороток, причём в больших количествах. Получать же их из иммунизированных животных долго, а главное — дорого. Культивировать же *В*-лимфоциты вне организма их хозяина невозможно, поскольку эти клетки могут жить только в организме хозяина, а при переводе на искусственную питательную среду они гибнут.

Однако если создать гибрид между иммунизированным *В*-лимфоцитом и опухолевой клеткой, то он сможет неограниченно долго жить на искусственных средах (как опухолевая клетка). Одновременно гибридома сохраняет способность синтезировать нужные антитела, причём в больших количествах. Так при помощи клеточной инженерии была решена проблема дефицита нужных антител для противовирусных сывороток.

Генная инженерия — это целенаправленный перенос нужных генов от одного вида живых организмов в другой, часто очень далёкий по своему происхождению. Как считают учёные, данное направление является перспективным: в недалёком будущем генная инженерия позволит человеку целенаправленно улучшать наследственные качества организмов и получать в неограниченном количестве ценные биологически активные вещества.

Например, не так давно учёным удалось внедрить в клетки различных культурных растений гены почвенной бактерии *Bacillus thuringiensis*. Продукция этих генов представляет собой белок-эндотоксин (*Cry-токсин*), который смертельно ядовит для многих насекомых-вредителей из отрядов чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых, а также для некоторых фитопатогенных нематод. Эти белки разрушают кишечный эпителий вредителя, а также блокируют деятельность его пищеварительных ферментов, заставляя его погибать от голода даже при полном желудке.

Интересно также то, что белки, продуцируемые различными штаммами *Bacillus thuringiensis*, обладают разной видоспецифичностью. Так, если продукт одного штамма будет убивать только личинок колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*), то белок, производимый другим штаммом, не причинит этим личинкам никакого вреда, зато будет смертельным ядом для

гусениц капустной белянки (*Pieris brassicae*). Это позволяет использовать средства для борьбы с вредителями «адресно», т. е. модифицировать растение с расчётом только на тех вредителей, что обитают в конкретном месте. Кроме того, при такой модификации можно не беспокоиться, что от инсектицида пострадают другие животные — на них эндотоксин просто-напросто не подействует.

В последнее время широко развиваются такие отрасли генной инженерии, как **клонирование** (о нём можно прочитать в разделе «Это интересно» к данному параграфу), а также изготовление **синтетических организмов**. Первый такой организм был получен в 2010 г. у канадским биологом *Крэйгом Вентером* и его коллегами. Учёные полностью синтезировали искусственный бактериальный геном и поместили его в клетку бактерии *Mycoplasma genitalium*. В итоге получился организм *Mycoplasma laboratorium* (который также часто называют «Синтией»), геном которого был создан искусственно. Однако, несмотря на это, «Синтия» получилась способным к размножению и передаче всех своих генов потомкам организмом. Крэйг Вентер и его коллеги надеются, что в будущем на основе «Синтии» им удастся создать бактерии, производящие водород и биотопливо, а также поглощающие CO_2 и другие парниковые газы.

Биотехнология — прикладное направление биологической науки, изучающее возможности использования живых организмов, их систем или продуктов их жизнедеятельности для решения технологических задач, а также возможности создания живых организмов с необходимыми свойствами. Биотехнология занимается получением необходимых человеку соединений при помощи живых существ — чаще всего микроорганизмов, к которым относятся все прокариоты, а также микроскопические водоросли, одноклеточные животные и грибы.

Известно, что с древних времён люди использовали отдельные биотехнологические процессы в различных сферах своей деятельности. К таковым относятся хлебопечение, виноделие, пивоварение, приготовление кисломолочных продуктов и т. д. Наши предки не имели представления о процессах, лежащих в основе таких технологий, но в течение тысячелетий, используя метод проб и ошибок, совершенствовали их. Биологическая сущность этих процессов была выявлена лишь в XIX в. благодаря научным открытиям *Луи Пастера*. Его работы послужили основой для развития производств с использованием разнообразных видов микроорганизмов.



Луи Пастер

Биотехнологию применяют для нужд пищевой промышленности, медицины, охраны природы и т. д. Так, микроорганизмы способны выделять аминокислоты, витамины, ферменты, антибиотики, сахара, пищевые белки и др. Основные методы современной биотехнологии — клеточная и генная инженерии.

Успехи, достигнутые во второй половине XX столетия в фундаментальных исследованиях в области биохимии, молекулярной биологии и генетики, создали предпосылки для управления элементарными механизмами жизнедеятельности клетки, что способствовало бурному развитию биотехнологии. Благодаря селекции высокопродуктивных штаммов микроорганизмов эффективность биотехнологических процессов увеличилась в десятки и сотни раз.

Перспективы развития биотехнологии. Дальнейшее развитие биотехнологии позволит решить многие важные проблемы человечества.

Острейшей проблемой, стоящей перед человечеством, является нехватка продовольствия. В связи с этим усилия биотехнологов направлены на повышение эффективности растениеводства и животноводства.

Учёные не только создают высокоурожайные сорта растений, устойчивые к неблагоприятным факторам, но и разрабатывают биотехнологические пути защиты растений. На промышленную основу поставлен выпуск биологических средств борьбы с вредителями, в основе которых лежит использование их естественных врагов и паразитов, а также токсических продуктов, образуемых живыми организмами.

Важное место в повышении урожайности растений отводится *биологическим удобрениям*, включающим в себя различные бактерии. Так, азотобактерин обогащает почву не только азотом, но и витаминами, фитогормонами и биорегуляторами. Препарат *фосфобактерин* превращает сложные органические соединения фосфора в простые, которые легко усваиваются растениями. Он также обогащает почву витаминами и улучшает азотное питание растений.



Рис. 36. Размножение растений культурой тканей

Всё большее распространение получает использование **биогумуса** – высокоэффективного естественного органического удобрения.

Всё шире на промышленной основе применяется метод вегетативного размножения сельскохозяйственных растений **культурой тканей**. Он позволяет не только быстро размножить новые перспективные сорта растений, но и получить не заражённый вирусами посадочный материал (рис. 36).

Особенно ярко успехи биотехнологии проявляются в медицине. В настоящее время с помощью биосинтеза получают различные антибиотики, ферменты, аминокислоты и гормоны.

Например, раньше гормоны получали из органов и тканей животных и человека. Даже для получения небольшого количества лечебного препарата требовалось много исходного материала. Следовательно, трудно было получить необходимое количество препарата, и к тому же он был очень дорогим.

В настоящее время, например, налажено биохимическое производство человеческого инсулина. Это произошло следующим образом: сначала был выделен и синтезирован ген, обеспечивающий получение этого гормона, а после при помощи методов генной инженерии он был введён в бактериальную клетку, которая в результате приобрела способность синтезировать инсулин человека.

Угроза исчерпания традиционных источников энергии побудила человечество к поиску альтернативных путей её получения. Биотехнология позволяет получать безопасные для жизни и здоровья людей виды топлива путём биопереработки отходов промышленного и сельскохозяйственного производств. Также биотехнологические разработки находят всё большее применение в добыче и переработке полезных ископаемых.

Биобезопасность. Несомненно, уже полученные и ожидаемые в будущем достижения в области биотехнологии будут использоваться практически во всех сферах человеческой деятельности. Однако применять биотехнологические методы нужно с большой осторожностью, чтобы не получить организмы с новыми свойствами, опасными для человека.

В настоящее время во многих странах, в том числе и в России, активно проводится законотворческая деятельность, направленная на то, чтобы ввести в правовые рамки работы по генной инженерии, по практическому использованию **трансгенных** (т. е. таких, в клетки которых были внедрены не свойственные им ранее гены) организмов, а также исследований по клонированию человека. Важно, чтобы новые научные исследования и разработки в биотехнологии были направлены на благо человечества.

ДОМЕСТИКАЦИЯ • СЕЛЕКЦИЯ • ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР • СОРТ • ПОРОДА • ШТАММ • БИОТЕХНОЛОГИЯ • МУТАГЕНЕЗ • КЛЕТОЧНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ • ГЕННАЯ ИНЖЕНЕРИЯ • ГЕТЕРОЗИС • ИНБРИДИНГ • БИОГУМУС • КУЛЬТУРА ТКАНЕЙ • КЛОНИРОВАНИЕ • СИНТЕТИЧЕСКИЕ ОРГАНИЗМЫ • ТРАНСГЕННЫЕ ОРГАНИЗМЫ • БИОБЕЗОПАСНОСТЬ



ПОДУМАЙТЕ

Почему методы клеточной и генной инженерии считаются перспективными в селекции и биотехнологии?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Что такое селекция?
2. Какие задачи решает селекция?
3. В чём заключаются методы гибридизации и отбора?
4. Что такое гетерозис и инбридинг? В чём их принципиальное различие?
5. Что такое биотехнология?
6. Почему развитию биотехнологии уделяется большое внимание?

Совершенствуемся

Используя дополнительные источники информации, подготовьте презентацию о достижениях в области биотехнологии.

Обсуждаем

Биотехнологи научились воспроизводить многоклеточный организм из одной или нескольких его соматических клеток. Этот метод назвали *клонированием*.

В 1997 г. научная общественность была взбудоражена сообщением о том, что в Шотландии были проведены успешные эксперименты по генетическому клонированию овцы. Для этого использовали ядра соматических клеток, полученных из ткани молочной железы взрослой овцы (рис. 37). Из яйцеклетки удалялось ядро

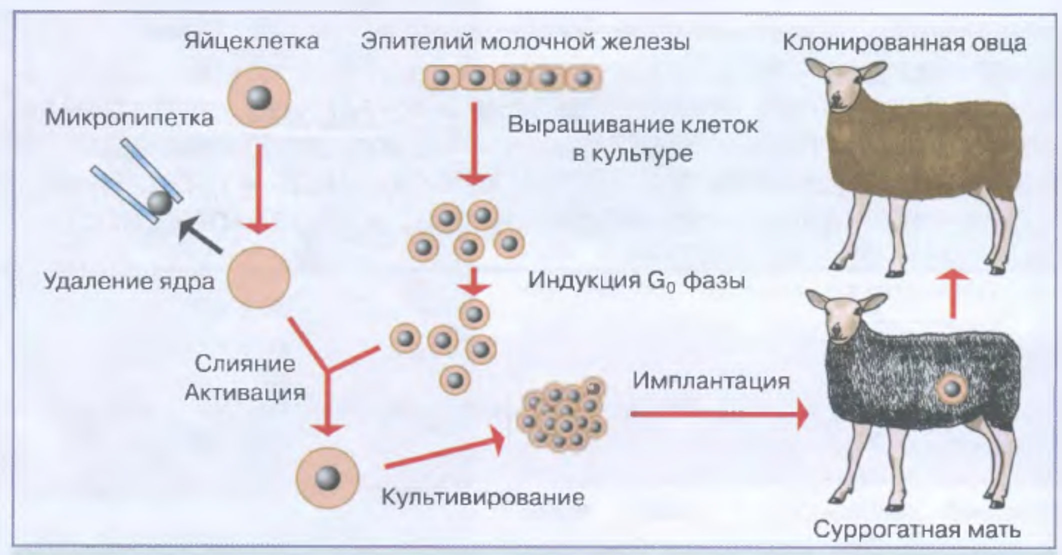


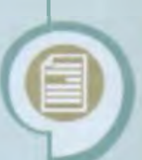
Рис. 37. Клонирование

и замещалось ядром соматической клетки. Образовавшуюся диплоидную зиготу стимулировали к дроблению электрошоком и трансплантировали в овцу-реципиента. Через 148 дней приёмная мама родила живую овечку, её назвали Долли.

Открытие английских учёных показало, что соматические клетки взрослого организма млекопитающих способны передавать полную информацию о развитии признаков и свойств, характерных для взрослой особи. Следовательно, открываются возможности воспроизведения многочисленных генетических копий выдающихся по продуктивности животных-рекордсменов. Однако вскоре выяснилось, что овечка Долли стала быстро стареть. Стало ясно, что из клетки старого животного невозможно воспроизвести молодое.

Выскажите своё мнение по поводу этого эксперимента.

Это интересно



Развитие земледелия привело к формированию в различных географических областях крупных его очагов, откуда впоследствии культурные растения распространились по всему свету. Этому способствовали торговля, войны, путешествия. Первичные очаги земледелия были установлены отечественным генетиком *Николаем Ивановичем Вавиловым* и названы центрами происхождения культурных растений (см. табл. 2). Позднее этот список был дополнен другими учёными (рис. 38).

Таблица 2

Центры происхождения культурных растений

Центры	Культуры
Индийский (Южноазиатский)	Некоторые виды яблони, пшеницы и риса; некоторые сорта фасоли, баклажан; огурец, джут, сахарный тростник, конопля индийская; возможно, банан, апельсин и лимон
Южнокитайский (Восточноазиатский)	Большинство видов риса; просо, чумиза, фасоль, соя, редька; многие виды яблонь, груш, овса, ячменя и лука; персик, слива, восточная хурма, тутовое дерево, сахарный тростник китайский, чайное дерево, коротковолокнистый хлопчатник; возможно, апельсин и лимон
Среднеазиатский	Абрикос, грецкий орех, фисташка, лох, миндаль, гранат, инжир, персик, виноград; некоторые виды яблонь, пшеницы, моркови, лука и дынь

Центры	Культуры
Переднеазиатский (Западноазиатский)	Многие виды пшеницы и овса; двурядный ячмень, горох, лён и лук-порей; некоторые виды люцерны и дынь; финиковая пальма, айва, алыча, черешня, кизил
Средиземноморский	Маслина, дикий виноград, капуста, петрушка, репа, свёкла, чеснок, редька; некоторые виды пшеницы, лука, овса
Абиссинский	Твёрдые сорта пшеницы; некоторые виды ячменя и хлопчатника; кофейное дерево, арбуз, ямс, масличная пальма
Центральноамериканский	Кукуруза, тыква, батат, какао, перец, топинамбур, агава, авокадо
Южноамериканский	Арахис, дынное дерево, хинное дерево, ананас, каучуконос гевея, маниока, подсолнечник, табак, картофель, томат

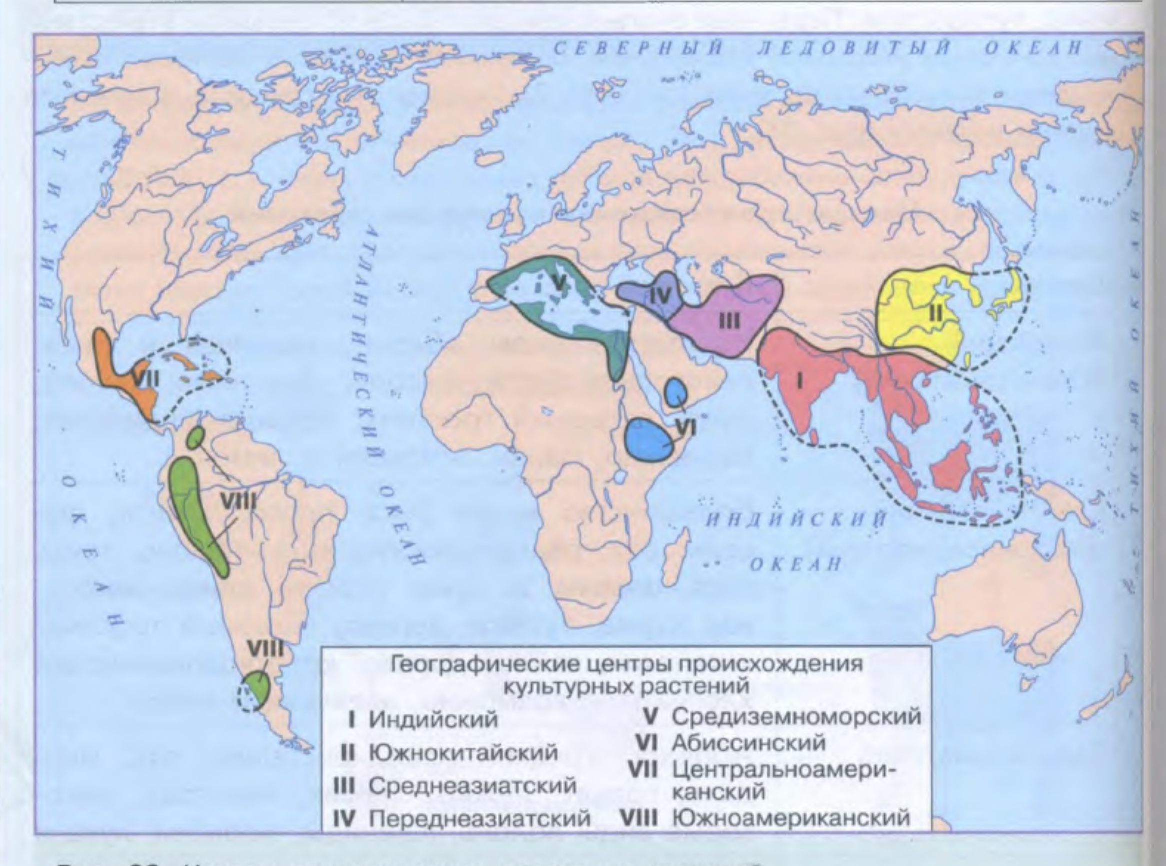


Рис. 38. Центры происхождения культурных растений

За время существования человечества окультурено свыше 2,5 тыс. видов высших растений, или 10% общего их количества. Почти все они возделываются с глубокой древности (несколько тысячелетий), и лишь немногие — в течение нескольких веков. Впрочем, выведение новых пород культурных растений продолжается до сих пор, и сейчас к традиционным методам селекции прибавились ещё методы клеточной и генной инженерии.


Николай Иванович Вавилов

Закон гомологических рядов наследственной изменчивости. Весьма важным теоретическим обобщением исследований Николая Ивановича Вавилова стал открытый им в 1920 г. закон гомологических рядов.

Закон гомологических рядов (формулировка Вавилова):
«Виды и роды генетически близкие характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости, с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе родство, тем полнее сходство в рядах изменчивости.

Происходит это потому, что близкие виды благодаря большому сходству их генотипов (иногда даже почти полному) обладают сходной наследственной изменчивостью. Если все известные вариации признаков у хорошо изученного вида расположить в определённом порядке, то и у других родственных видов можно обнаружить почти всё те же вариации изменчивости. Например, приблизительно одинакова изменчивость остистости колоса у мягкой, твёрдой пшеницы и ячменя, цвета и формы лепестков венчика цветов у различных представителей рода Шиповник (*Rosa*).

Закон гомологических рядов оказал большое влияние на селекцию — после его открытия учёные смогли более успешно осуществлять поиск новых сортов культурных растений и пород домашних животных с теми или иными требуемыми признаками. Так, зная, что у дикого предка розы временами возникают практически чёрные цветы, селекционеры предположили, что и во всех линиях культурных растений возможно возникновение такого же признака, — и оказались правы. Им осталось лишь только закрепить проявление этого признака и вывести новый сорт.

Наконец, именно применение закона гомологических рядов помогло Николаю Ивановичу Вавилову и его последователям установить центры происхождения растений по родственным видам со сходными признаками и формами. Исследователи поняли, что сходство изменений является показателем того, что растения развивались в одной и той же географической и экологической среде. Это означает, что если в определённом месте наблюдается много похожих изменений у родственных видов, то вероятность того, что это место является

центром их происхождения, весьма и весьма велика. Недаром все учёные, которые занимаются биогеографией, говорят, что роль закона гомологических рядов в географии культурных растений сопоставима с ролью Периодической системы элементов Дмитрия Ивановича Менделеева в химии.

Следует заметить, что, когда Николай Иванович формулировал этот закон, ещё никто не знал о том, что гены располагаются в хромосомах и представляют собой молекулы ДНК (кстати, сам Вавилов ошибочно считал, что гены имеют белковую природу). Поэтому, когда было выяснено, что гены — это участки хромосом, а сама хромосома представляет собой спирализованную молекулу ДНК (в комплексе с белками), то закон немного переформулировали для того, чтобы он соответствовал современным знаниям о природе наследственности.

Закон гомологических рядов (современная формулировка):
Родственные виды, роды, семейства обладают гомологичными генами и порядками генов в хромосомах, сходство которых тем полнее, чем эволюционно ближе сравниваемые таксоны. Гомология генов у родственных видов проявляется в сходстве рядов их наследственной изменчивости.

Биопринтинг, или биологическое конструирование. В XX столетии на стыке биологии и информатики появилась новая биотехнология, которую назвали *биопечать*, или *биопринтинг*. Она базировалась на открытии, которое совершил немецкий учёный *Август Борн* в конце XIX в. во время экспериментов с головастиками. Как-то раз исследователь разъединил их ткани на части, а потом ненадолго вышел из лаборатории. Когда же он вернулся, то с удивлением обнаружил, что ткани вновь срослись. Так была открыта способность некоторых тканей животных к самовосстановлению, т. е. регенерация.

Впрочем, сам Борн не знал молекулярного механизма этого явления. И для того чтобы его выяснить, биологам потребовалось примерно 100 лет. Когда же это было сделано, то оказалось, что, во-первых, клетки многих тканей, когда начинают делиться, сначала образуют сферические структуры (сфероиды). Дальше эти сфероиды сливаются в более крупные структуры, но форма этих образований зависит от того, как изначально сфероиды были ориентированы в пространстве.

Во-вторых, были выделены белки, которые запускают процесс клеточной дифференцировки. На основе этого учёные смогли создать специальный механизм — *биопринтер*. Это робот, у которого есть трёхмерная система позиционирования — проще говоря, механическая рука со шприцем, которым она может манипулировать в трёхмерном пространстве. Именно он и осуществляет процесс биопринтинга под контролем биологов и программистов.

Биопечать происходит следующим образом: сначала учёные при помощи специальных компьютерных программ создают модель органа, далее подключают к ней биопринтер, а потом загружают в него предварительно выращенные в инкубаторе сфероиды из недифференцированных клеток (рис. 39). Робот при

помощи шприца впрыскивает эти сфероиды в гидрогель, ориентируясь на предварительно составленную трёхмерную модель органа. Параллельно в определённые места вводятся белки, запускающие процессы дифференцировки клеток.

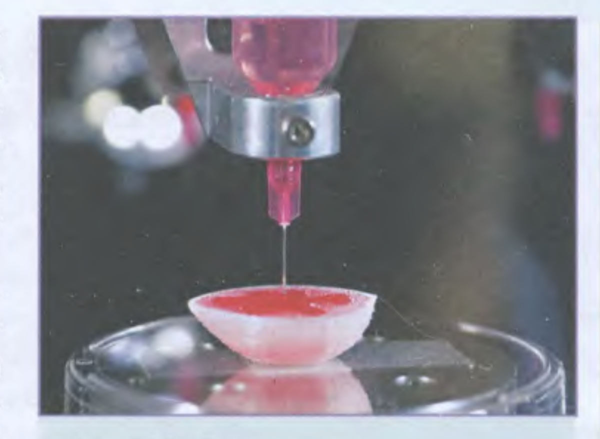


Рис. 39. Биопринтинг

В результате этого сфероиды начинают расти и соединяться друг с другом в заданную программой структуру, а белки-регуляторы вызывают превращение недифференцированных клеток в специализированные. Итогом является возникновение нужного органа (печени, щитовидной железы, почки и т. п.), который уже содержит в себе все нужные нервы, а также кровеносные сосуды. Остаётся только «подключить» этот орган к другим системам организма.

Учёные считают, что при помощи биопринтинга появится возможность восстанавливать утраченные органы людей, причём это снимет главную проблему, возникающую при пересадке донорских органов, — иммунную несовместимость тканей разных организмов. Ведь орган, появившийся в процессе биопринтинга, будет создан из клеток пациента — т. е. с точки зрения иммунной системы это будет его собственный орган.

На этом пути у биоинжинеров уже есть первые достижения. В 2006 г. коллектив учёных под руководством профессора *Энтони Аталы*, директора Института регенеративной медицины Вейк Форест (США), смог при помощи биопринтинга создать семь мочевых пузырей, сфероиды для которых были выращены из клеток пациентов. После этого созданные органы были успешно трансплантированы хозяевам клеток. В 2010 г. профессор *Лоуренс Боннасар* из Корнеллского университета (США) сообщил о полученном методом биопринтинга мышином ухе, а в 2013 г. специалисты из американской компании «Organovo» представили напечатанные на биопринтере фрагменты человеческой печени. Еще через два года российские биоинженеры из компании 3D Bioprinting Solutions под руководством профессора *Владимира Александровича Миронова* напечатали мышиную щитовидную железу. К 2018 г. специалисты из многих компаний обещают напечатать функционирующую человеческую почку.

Кроме того, биологи предполагают при помощи этого метода создавать живых существ, которые никогда не появлялись в процессе эволюции на Земле, но которые будут нужны людям в различных областях их деятельности, например для колонизации других планет. В этом случае первые «колонизаторы» будут напечатаны так, что у них уже будет весь набор адаптаций к условиям, с которыми они столкнутся на конкретной планете.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ 1

Размножение является общим свойством всех живых организмов. Оно бывает половым и бесполым. Индивидуальное развитие организма получило название онтогенез. Эмбриональный период онтогенеза включает в себя дробление, бластуляцию, гаструляцию и нейруляцию (только у хордовых животных). Организм подавляющего большинства животных образован из трёх зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Генетика — это наука о наследственности и изменчивости живых организмов. Элементарной единицей наследственности является ген, представляющий собой участок ДНК.

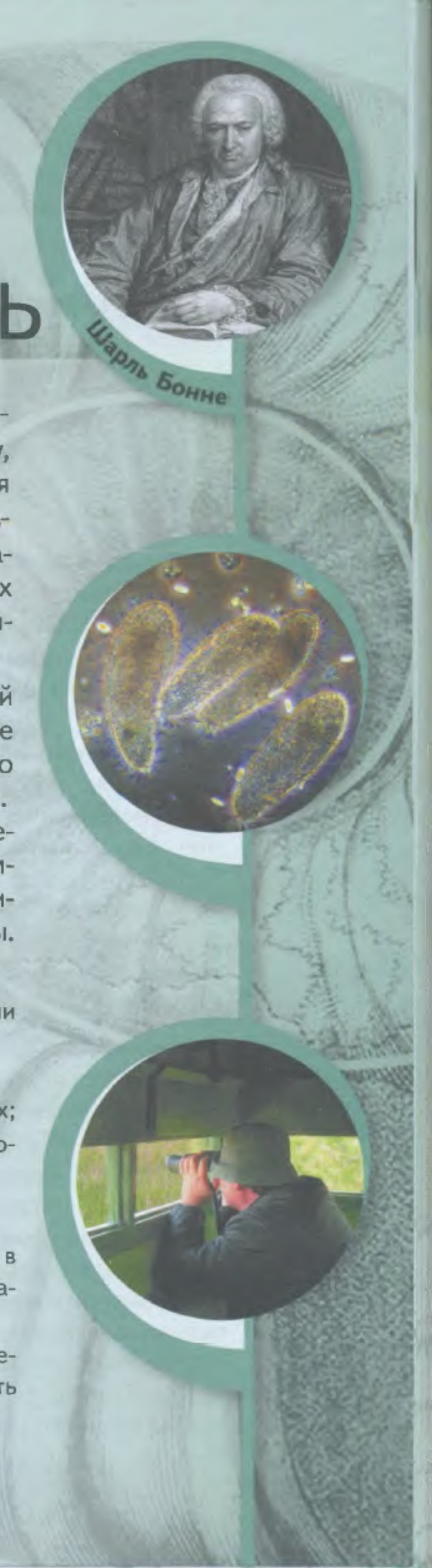
Грегор Мендель, разработав гибридологический метод, открыл основные законы наследственности: закон единообразия гибридов первого поколения, правила расщепления, гипотезу чистоты гамет, правило независимого наследования признаков. Для установления генотипа на различающихся по фенотипу особях применяют анализирующее скрещивание. Томас Морган создал хромосомную теорию, говорящую о том, что все гены собраны в хромосомы. Гены одной хромосомы наследуются сцепленно.

Гомологичные хромосомы могут обмениваться аллельными генами. Это явление называют кроссинговером, или перекрёстом. Половые хромосомы различаются у самок и самцов некоторых видов животных. Изменения фенотипа, не затрагивающие генотип и не передающиеся по наследству, называются модификационной изменчивостью. Пределы модификационной изменчивости определяются генотипом и называются нормой реакции. Часто наследуется не сам признак, а его норма реакции.

Изменения в генотипе называются мутациями. Они бывают генными, хромосомными и геномными. Вероятность мутаций можно повысить, оказывая на организм различное воздействие при помощи физических и химических мутационных факторов (мутагенов).



ГЛАВА 2
ПОПУЛЯЦИОННО-ВИДОВОЙ УРОВЕНЬ



Изучение особенностей биологических систем, которые могут быть названы *надорганизменными*, начинается с популяционно-видового уровня. Такая структура биологической системы возникает, если совокупность организмов (особей) одного и того же вида оказывается на длительный срок изолированной в пределах общего местообитания, характеризующегося определённым комплексом условий окружающей среды.

В ответ на воздействие этих условий у особей данной группы проявляются заложенные в их генотипе полезные признаки, позволяющие им не только выжить самим, но и передать их по наследству последующим поколениям. На популяционно-видовом уровне могут быть изучены элементарные *эволюционные изменения*, возникающие в компонентах биологической системы данного уровня организации в ответ на воздействие условий окружающей среды.

ВЫ УЗНАЕТЕ:

- об особенностях популяционно-видового уровня организации живого как биологической системы;
- об эволюционной теории и этапах её развития;
- о движущих силах эволюции, её направлениях и результатах;
- о многообразии организмов как результате эволюции и основах их классификации.

ВЫ НАУЧИТЕСЬ:

- пользоваться биологической терминологией и символикой в процессе характеристики популяционно-видового уровня организации живого;
- владеть основными методами научного познания, используемыми для изучения популяций и видов в целом, и объяснять результаты биологических экспериментов по их изучению.

§10 Популяционно-видовой уровень: общая характеристика. Виды и популяции

Вспомните:

1. Что такое популяция?
2. Чем можно объяснить существование многообразия организмов на нашей планете?
3. Что в биологии обозначают термином «вид»?

Понятие о виде. Наблюдения за объектами живой природы, которые человек начал предпринимать ещё в глубокой древности, позволяют утверждать, что живые существа обладают различными приспособлениями (адаптациями) к условиям окружающей среды — на этом основано всё многообразие форм жизни. С развитием биологии как науки пришло понимание того, что всё это многообразие как бы собрано в некоторые узлы — *биологические виды*.

Вам уже известно, что вид — это основная структурная (таксономическая, или систематическая) единица *биологической систематики* живых организмов. Его целостность проявляется в том, что особи одного вида могут скрещиваться друг с другом, оставляя после себя плодовитое потомство. Это возможно из-за наличия появившихся в процессе эволюции *видовых приспособлений*, в том числе характерных особенностей строения и жизнедеятельности, используемых особями сигнальных систем, сходных реакций на сезонные изменения климата и др.

Критерии вида. Перечисленные выше приспособления индивидуальны для каждого вида, что, в свою очередь, позволяет использовать их в качестве признаков, или *критериев вида*. Они позволяют установить принадлежность особи к тому или иному виду живых существ.

Первым учёным, который попытался определить критерии вида, был английский натуралист *Джон Рэй* (1627—1705). Он считал, что все индивидуумы, принадлежащие к одному виду, могут свободно скрещиваться в природе и оставлять потомство, относящееся к тому же самому виду.

Создатель современной биологической систематики великий шведский натуралист *Карл Линней* (1707—1778) определял виды как целостные группы организмов, отличные от других жизненных форм по признакам строения, которые делают эти группы организмов похожими друг на друга и одновременно отличными от всех других групп. Согласно такому подходу, даже если

среди потомства в одном выводке появляются два отчётливо различных организма, они всё равно будут принадлежать к одному виду. Еще в 1758 г. Линней отнёс всех домашних кур к одному виду *Gallus gallus*, несмотря на то что их разные породы внешне очень сильно различаются. Домашнюю собаку Линней также выделил в отдельный биологический вид *Canis familiaris*, но с 1993 г. её классифицируют не как самостоятельный вид, а как подвид волка — *Canis lupus familiaris* (рис. 40).



Рис. 40. Породы собак и волк

Вид — это группа особей с общими морфологическими, физиологическими, биохимическими и поведенческими признаками, способных к скрещиванию, дающих в ряду поколений плодовитое потомство, закономерно распространённых в пределах определённого *ареала* (местообитания) и сходно реагирующих на воздействие факторов окружающей среды.

Критерии вида	Смородина чёрная (*Ribes nigrum*)	Смородина золотая (*Ribes aureum*)
1. Морфологический		
2. Физиолого-биохимический	Различаются по составу белков, сахаров и других веществ, что легко выявляется по вкусовым качествам и по запаху	
3. Географический	Северные регионы Евразии	Центральные территории Северной Америки
4. Экологический	Значительное почвенное увлажнение и т. п. Цветёт весной	Засушливые условия и т. п. Цветёт летом
5. Генетический	Различные наборы генов в геномах	

Рис. 41. Критерии вида

В настоящее время считается, что один вид можно отделить от другого не менее чем по шести основным критериям (признакам): морфологическому, физиологическому, биохимическому, генетическому, географическому и экологическому (рис. 41). Иногда выделяют и другие важные критерии или объединяют некоторые из них. Например, самостоятельные физиологический и биохимический критерии иногда сводят в единый физиолого-биохимический. Так поступают потому, что наличие прямой связи между биохимическими реакциями, происходящими в организме, и его физиологией сейчас считается доказанным.

Морфологический критерий заключается в сходстве внешнего и внутреннего строения особей одного вида. Однако вследствие проявления фенотипической изменчивости в ряде случаев бывает довольно сложно определить принадлежность той или иной особи к конкретному виду.

Физиологический критерий основывается на изучении физиологических процессов у особей одного или разных видов.

Биохимический критерий фиксирует сходство или различия химического состава различных биологических веществ (например, белков), входящих в структуру исследуемых организмов. Этот критерий наряду с генетическим является одним из самых точных.

Географический критерий свидетельствует, что каждый вид обладает своей областью распространения (местообитания), или **ареалом** (от лат. *area* — область, площадь, пространство).

Экологический критерий позволяет различать виды по комплексу взаимоотношений особей данного вида с представителями других видов и условиями (факторами) неживой природы, в которых они сформировались, приспособились к жизни.

Генетический критерий определяется по степени сходства и различия последовательностей нуклеотидов в нуклеиновых кислотах. Как правило, для оценки степени сходства или различия используются «некодирующие» последовательности ДНК (молекулярно-генетические маркеры).

Весьма близким к генетическому оказывается *цитогенетический* критерий (иногда его выделяют в отдельный критерий), который уделяет большое значение хромосомному набору особей исследуемых видов (кариотипу). Различное число хромосом, их форма, строение — всё это препятствует смешению видов (даже близкородственных) при половом размножении. Межвидовая гибридизация, как правило, не приводит к появлению плодовитого потомства (см. § 9).

Следует отметить, что все критерии вида связаны между собой и именно их сочетание определяет специфику составляющих вид особей. При этом абсолютного (единственного) критерия вида не существует.

Популяционная структура вида. При перемещении особей одного вида из одной части ареала в другую условия их обитания могут значительно меняться. Одни из них могут изменяться относительно плавно, другие остаются без изменений, а третьи меняются скачкообразно. Особенно это может быть заметно, если речь идёт о видах, обладающих высокой двигательной активностью и обитающих в наземно-воздушной среде (различные виды птиц, млекопитающих и других животных). У представителей других видов это не так заметно, но всё-таки детальное изучение их распределения в пределах ареала указывает на то, что наибольшее количество особей одного вида концентрируется в местах обитания с наиболее благоприятными для них условиями.

Всё это приводит к тому, что виды заселяют подходящие им места обитания в пределах ареала не равномерно, а отдельными группами, относительно изолированными от других. В этом-то и состоит особое свойство биологических видов — они существуют в форме *популяций*.

Популяция (от лат. *populatio* — население) — это совокупность особей одного вида, длительное время обитающих на одной территории, свободно скрещивающихся между собой и частично или полностью изолированных от особей других таких же групп.

Показатели популяций. Естественная популяция представляет собой не раз и навсегда застывшую совокупность особей, а динамическое единство находящихся во взаимоотношениях организмов. Выделяют две группы количественных показателей состояния популяции — статические и динамические.

Статические показатели популяции характеризуют её состояние в данный момент времени. К ним относятся: численность, плотность и показатели структуры.

Численность — это число особей вида (поголовье животных или количество растений, например деревьев) в пределах некоторой пространственной единицы ареала (бассейна реки, акватории моря, района сухопутной территории).

Плотность — это число особей, приходящихся на единицу площади ареала. Для водных обитателей (гидробионтов) этот показатель определяется как количество особей на единицу объёма воды, литр или кубометр.

Среди **показателей структуры** выделяют: *половой*, *размерный* и *возрастной*. Половой состав — это соотношение полов, размерный состав — соотношение количества особей различных размеров, возрастной — соотношение количества особей различного возраста в популяции.

Динамические показатели популяций отражают временные процессы, протекающие в них с определённой скоростью, — *динамику популяций*. Наиболее важные из них — это рождаемость и смертность. На основании их анализа можно судить об устойчивости и перспективах развития популяции.

Рождаемость — это количество особей, рождённых в популяции за некоторый промежуток времени (час, день, месяц, год) вне зависимости от их способа появления на свет.

Смертность — это количество погибших в популяции особей за единицу времени, т. е. величина, обратная рождаемости.

При определении смертности популяции учитываются все погибшие особи независимо от причины смерти (они могли как умереть от старости, так и погибнуть в результате несчастного случая и т. п.). Поскольку соотношение смертности и рождаемости в разных возрастных группах популяции будет различным, то, изучив только два этих показателя возрастной структуры популяции, можно вскрыть механизмы её общей динамики.

Генетическая структура популяции. Для объяснения закономерностей наследственности и изменчивости у отдельно взятых особей вида генетики используют понятия «генотип» и «фенотип». Важнейшим же показателем изменчивости популяции в целом является генофонд.

Генофонд — это совокупность всех генных вариаций (аллелей) определённой популяции или вида.

Изучение состава генофонда позволяет сделать вывод о *генетической структуре популяции* и о происходящих в ней эволюционных изменениях.

Свойства популяций. В любой популяции постоянно происходит *самовоспроизведение* живых организмов благодаря половому размножению особей в условиях свободного скрещивания или в результате какого-либо другого способа размножения (например, в популяциях бактерий в основном доминирует деление клеток).

Популяции способны сохранять *устойчивость структуры* во времени и пространстве. Например, стайку рыб или скопление птиц нельзя назвать попу-

ляцией: такие группы могут легко распадаться под влиянием внешних факторов или смешиваться с другими аналогичными группами.

Популяции, как и отдельные организмы, обладают *изменчивостью*. Так как условия жизни в разных участках ареала вида могут несколько различаться, то под влиянием этого у особей в одних популяциях могут возникать и накапливаться свойства, отличающие их от особей других популяций того же вида. Это может выражаться в небольших различиях в строении, окраске, физиологических и других свойствах, проявляющихся у принадлежащих им особей. Изменчивость популяций повышает внутреннее разнообразие вида и его устойчивость к локальным (местным) изменениям условий жизни, а также позволяет его особям проникать в новые места обитания и закрепляться в них.

Популяции представляют собой *генетически открытые системы*, так как особи из разных популяций всё же иногда скрещиваются между собой. Так, популяции обмениваются между собой генетической информацией, что позволяет сохранять единство генетической структуры вида. У многих видов, обитающих в наземно-воздушной среде, границы между популяциями обычно размыты. Разные популяции одного и того же вида животных могут контактировать на местах зимовок или во время миграций, а семена растений могут переноситься на большие расстояния животными, ветром, водными потоками.

Следует отметить, что, в отличие от популяций, виды представляют собой *генетически закрытые системы*, поскольку особи одного вида могут скрещиваться друг с другом с получением плодовитого потомства, а особи разных видов этого делать не могут. Например, такие два вида из семейства розоцветных, как роза майская (*Rosa majalis*) и вишня обыкновенная (*Prunus cerasus*), никогда не скрещиваются (рис. 42).



Рис. 42. Представители семейства розоцветных: *1* — роза, *2* — вишня

Межвидовое скрещивание (*гибридизация*) часто встречается у животных в условиях неволи, но оно может происходить и в природных условиях. Однако далее срабатывают изолирующие механизмы, которые препятствуют развитию организма из зиготы, образовавшейся в результате слияния гамет самца и самки разных видов (см. § 9). Гибриды, возникшие таким образом, обычно быстро погибают или остаются бесплодными. Например, мул — гибрид лоша-

ди и осла — стерилен, он не может произвести потомство из-за того, что при его наборе хромосом невозможен мейоз. Бесплодны гибриды зайца-беляка и зайца-русака, тигра и льва (лигр), куницы и соболя (рис. 43).

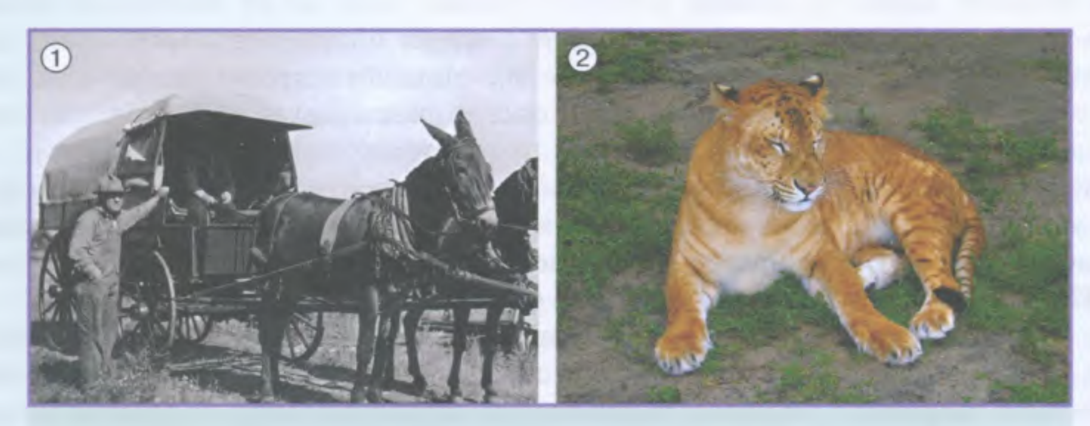


Рис. 43. Межвидовые гибриды: *1* — мул; *2* — лигр

Разумеется, есть и исключения, когда на свет появляется полноценное потомство, способное к дальнейшему половому размножению. Особенно часто в природе происходит гибридизация растений — так, например, всем известная яблоня домашняя, которая была доместицирована людьми, образовалась в результате гибридизации особей двух диких яблонь, Сиверса (*Malus sieversii*) и лесной (*Malus sylvestris*). Тем не менее относительная редкость таких событий в природе позволяет утверждать, что именно популяции оказываются элементарными эволюционными единицами, а виды представляют собой качественные этапы эволюционного процесса.

Популяции одного вида постоянно ***взаимодействуют с популяциями других видов***, образуя вместе с ними ***биотические сообщества*** (***экосистемы***), т. е. целостные системы ещё более высокого уровня организации, о которых подробнее будет рассказано в следующей главе.



ВИД • АРЕАЛ • ПОПУЛЯЦИЯ • РОЖДАЕМОСТЬ • СМЕРТНОСТЬ • ПОКАЗАТЕЛИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ • ПЛОТНОСТЬ • ЧИСЛЕННОСТЬ • ГЕНОФОНД

ПОДУМАЙТЕ

Почему межвидовые гибриды за редким исключением стерильны?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Какова основная цель классификации организмов?
2. Что такое вид и критерии вида?
3. Какие критерии вида вам известны?
4. Какова роль репродуктивной изоляции в поддержании целостности вида? Приведите примеры.
5. Что такое популяция?
6. Почему биологические виды существуют в форме популяций?

Совершенствуемся



1. Составьте список известных вам видов растений и/или животных. Попытайтесь сгруппировать их по степени морфологического сходства.
2. Объясните, почему нельзя выделить один универсальный критерий вида.
3. Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, объясните, почему нельзя однозначно ответить на вопрос о количестве видов, живущих на нашей планете.

Это интересно



Кто «придумал» популяцию? Термин «популяция» был введён датским биологом Вильгельмом Иогансеном (1857—1927) в 1903 г., однако уже Чарлз Дарвин в 1872 г. (в 12-й главе «Происхождения видов путём естественного отбора») объяснял эволюцию видов изменчивостью и конкуренцией групп особей. То есть, по сути, Дарвин говорил о том, что вид имеет популяционную структуру, хотя и не использовал этот термин.

Подвиды. Внутри видов могут быть выделены подвиды — географически или экологически обособленные части вида, особи которых под влиянием факторов среды в процессе эволюции приобрели устойчивые морфофизиологические особенности, отличающие их от других частей этого вида. В природе особи разных подвидов одного вида могут свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство.

Проводим исследование



Выполните лабораторную работу №1 «Выявление приспособлений организмов к влиянию различных экологических факторов» на с. 259.



§ 11 Развитие эволюционных идей

Вспомните:

1. Что вам известно о происхождении растений и животных?
2. Что такое эволюция? Какие доказательства её существования вам известны?

Что такое эволюция? Фундаментальным положением биологии является признание того, что все виды связаны между собой общностью происхождения, поскольку они эволюционировали от общих предков. В простейшей формулировке **эволюция** (от лат. *evolutio* — развёртывание) представляет собой естественный процесс развития живой природы. Начало ему положило происхождение жизни, его протекание сопровождается постоянными необратимыми изменениями, которые происходят на молекулярном уровне, уровне отдельных биохимических или физиологических процессов организма, вплоть до таких, что развиваются в сообществах организмов, экосистемах и биосфере в целом.

Термин «эволюция» был введён в науку швейцарским естествоиспытателем и философом *Шарлем Бонне* (1720—1793) в XVIII в. На сегодняшний день эволюционное учение пронизывает все области биологии как основа всех наших представлений о жизни.

Развитие эволюционных идей. Существует несколько *эволюционных теорий*, по-разному объясняющих причины, движущие силы и механизмы, лежащие в основе эволюционных процессов. Ещё в глубокой древности люди пытались так или иначе объяснить происхождение жизни и самого человека. В результате возникли многие религиозные и философские теории, по-своему рассматривающие этот вопрос. Например, уже философ *Ле Юйкоу* (V в. до н. э.), живший в Древнем Китае, считал, что жизнь возникла из одного источника путём расхождения и разветвления. Материальное начало, которое могло стать источником и первоосновой жизни, пытались найти античные философы. *Фалес Милетский* (ок. 625 — ок. 547 г. до н. э.) считал, что в основе жизни лежит вода, *Анаксагор из Клазомен* (ок. 500—428 г. до н. э.) считал причиной возникновения жизни воздух, а *Демокрит Абдерский* (ок. 460 – ок. 370 г. до н. э.) объяснял её происхождение самозарождением из ила.

Некоторые философы древности, в числе которых был и великий учёный *Аристотель из Стагиры* (384—322 гг. до н. э.), отмечали, что среди многообразия живых существ можно отыскать представителей как очень простых, примитивных, так и весьма сложных форм. Именно Аристотель впервые высказал

мысль, что всё это многообразие можно выстроить в непрерывный восходящий ряд (лестницу существ) от неживых тел (минералов) к растениям и далее к животным и человеку.

В эпоху Средневековья в Европе стало распространяться мировоззрение, основанное на религиозных канонах. Многообразие жизни объясняли деятельностью Творца, создавшего все возможные варианты живых существ. Однако со временем появились новые научные данные о вымерших растениях и животных, изучение ископаемых остатков которых подтверждало поступательное движение жизни от простого к сложному, т. е. от примитивных форм жизни к всё более организованным. Этому же способствовало и открытие новых континентов, сопровождающееся интенсивной торговлей и вывозом оттуда неизвестных растений и животных. Все эти новые данные требовали серьёзного научного объяснения.

Одним из первых, кто попытался разработать эволюционную теорию, был выдающийся французский естествоиспытатель *Жан Батист Ламарк* (1744—1829), который предположил, что животные и растения не всегда были такими, каковы они есть в настоящее время. Учёный полагал, что они развились под действием естественных законов природы из очень простых организмов. Согласно идеям Ламарка все современные биологические виды, включая человека, произошли от других, более древних живых существ. С течением времени они постепенно изменялись, совершенствовались, пока не дошли до нынешнего, знакомого нам состояния.


Жан Батист Ламарк

Самым важным трудом Ламарка стала вышедшая в 1809 г. книга «Философия зоологии». В ней он изложил свою теорию эволюции живого мира и привёл многочисленные примеры изменяемости видов. Согласно Ламарку изменения строения живых организмов и образование новых видов происходят крайне медленно и поэтому незаметны. Важную роль в возникновении новых видов он отвёл постепенным изменениям условий, сложившихся на поверхности Земли.

Как первая последовательная и цельная попытка создания эволюционного учения, теория Ламарка была прогрессивной для своего времени. Однако представленные им доказательства причин изменяемости видов (главной причиной эволюции он считал врождённую для каждого живого существа «склонность к совершенствованию») не были убедительными, поскольку они являлись лишь его умозрительными рассуждениями, а не установленными научными фактами.

В начале XIX в. произошёл интенсивный рост промышленности стран Западной Европы, который дал мощный импульс бурному развитию науки и техники. Обширные материалы предпринятых научных экспедиций обогащали представления о разнообразии живых существ, а описания систематических групп организмов приводили к мысли о возможности их родства. Новые данные опровергали господствующие представления о факторах эволюции живой природы. Обобщить накопленный фактический материал, связать разроз-


Чарлз Роберт Дарвин

ненные факты стройной системой рассуждений удалось великому английскому биологу *Чарлзу Дарвину* (1809—1882), который впервые в науке объяснил изменение организмов исключительно действием законов природы без вмешательства сверхъестественных сил.

Во время обучения в университетах Эдинбурга и Кембриджа Дарвин получил глубокие знания в области зоологии, ботаники и геологии, а также основные навыки полевых исследований. Большую роль в формировании его научного мировоззрения сыграла книга английского геолога *Чарлза Лайеля* «Принципы геологии», в которой автор утверждал, что современный облик Земли складывался постепенно под влиянием тех же естественных сил, что действуют и в настоящее время. Кроме того, решающим этапом в становлении Дарвина как учёного, занимающегося вопросами происхождения видов, стало кругосветное путешествие на корабле «Бигль» (1832—1837). В ходе этого путешествия исследователем были выявлены научные факты, объяснить которые можно было только на основании предположения, что виды постепенно изменялись.

В 1859 г., после 20 лет научных исследований, Дарвин написал и опубликовал книгу «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь». Эта монография произвела сенсацию и привела к широкому распространению дарвиновской концепции эволюции. В качестве главных **движущих сил эволюции** Дарвин рассматривал **изменчивость организмов**, **борьбу за существование** и **естественный отбор**.

Эволюционная теория Чарлза Дарвина. Сущность эволюционной теории Дарвина сводится к ряду логичных, проверяемых экспериментально и подтверждённых огромным количеством фактических данных положений.

Основные положения теории эволюции Ч. Дарвина:

1. У особей в пределах каждого вида существует разброс индивидуальной наследственной *изменчивости* по морфологическим, физиологическим, поведенческим и любым другим признакам. Изменчивость может иметь непрерывный (количественный) или прерывистый (качественный) характер, но она существует всегда.
2. Все живые организмы способны к размножению в геометрической прогрессии (следует заметить, что это положение Дарвин сформулировал не сам, а позаимствовал из работы демографа *Томаса Мальтуса* «Опыт закона о народонаселении в связи с будущим совершенствованием общества»).
3. Жизненные ресурсы для любого вида живых организмов ограниченны, и поэтому должна возникать *борьба за существование* либо между особями одного вида, либо между особями разных видов, либо с природными условиями. В понятие «борьба за существование» Дарвин включил не только собственно борьбу особи за жизнь, но и борьбу за успех в размножении (рис. 44).
4. В условиях борьбы за существование выживают и дают потомство наиболее приспособленные особи, имеющие те отклонения, которые случайно оказались адаптив-

ными к данным условиям среды. Отклонения возникают не направленно (в ответ на действие среды), а случайно. Не многие из них оказываются полезными в конкретных условиях. Потомки выжившей особи, которые наследуют полезное отклонение, позволившее выжить их предку, оказываются более приспособленными к данной среде, чем другие представители популяции. Выживание и преимущественное размножение приспособленных особей Дарвин назвал *естественным отбором*.



Внутривидовая

Межвидовая

Борьба с неблагоприятными условиями

Рис. 44. Формы борьбы за существование

Для подтверждения этих положений Дарвин привёл в книге множество фактических доказательств, значительная часть которых была собрана им самим как во время экспедиции на «Бигле», так и позже, во время работы в Англии. До сих пор «Происхождение видов путём естественного отбора, или Сохранение благоприятствующих пород в борьбе за жизнь» остаётся самой аргументированной работой по теоретической биологии. Кроме того, ещё при жизни Дарвина на основе его теории было сделано несколько прогнозов, которые блестяще подтвердились: например, палеонтологи нашли доказательства обмена фаунами между Северной и Южной Америкой в конце неогена, наличие которого предполагала данная работа. Несмотря на то что до сих пор некоторые учёные критикуют как эволюционную теорию Дарвина в целом, так и её отдельные положения, она по-прежнему является одной из самых обоснованных биологических теорий.

Синтетическая теория эволюции. В XX столетии эволюционное учение Дарвина было развито и конкретизировано благодаря созданию хромосомной теории наследственности и дальнейшему развитию молекулярно-генетических и популяционно-генетических исследований. Включение достижений этих и других биологических дисциплин в дарвиновскую концепцию привело к созданию современной *синтетической эволюционной теории*, в основе которой лежат

представления о том, что все процессы, ведущие к изменениям вида, начинаются на уровне его отдельных популяций. Эта теория сформировалась в основном к середине 40-х гг. XX в., после чего она постоянно дополнялась и продолжает дополняться в наше время положениями современной эволюционной биологии.

Основные положения синтетической теории эволюции. Авторы синтетической теории расходились во мнениях по ряду фундаментальных проблем и работали в разных областях биологии, но они были практически единодушны в трактовке её основных положений, которые приведены ниже.

Основные положения синтетической теории эволюции:

1) элементарной единицей эволюции является популяция;
2) вид есть система популяций, репродуктивно изолированных от популяций других видов, и каждый вид экологически обособлен;
3) материалом для эволюции являются мутационная и комбинационная изменчивость;
4) популяционные волны выступают причинами формирования нейтральных признаков;
5) естественный отбор рассматривается как главная причина развития адаптаций, видообразования и происхождения надвидовых таксонов;
6) видообразование заключается в возникновении генетических изолирующих механизмов и осуществляется преимущественно в условиях географической изоляции.

Синтетическую теорию эволюции можно охарактеризовать как теорию органической эволюции путём естественного отбора признаков, предопределённых (детерминированных) генетически. Кроме того, эта теория добавила к открытым Дарвином классическим механизмам эволюции — естественному отбору и борьбе за существование — несколько новых, таких, как волны жизни, дрейф генов, горизонтальный перенос и т. п. (с некоторыми из них вы познакомитесь в следующих параграфах). Нужно заметить, что развитие синтетической теории эволюции продолжается и в настоящее время.

Свидетельства эволюции живой природы. В первой половине XIX в. были достигнуты значительные успехи в новых областях биологии — палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии.

Сопоставление палеонтологами ископаемых останков из земных пластов разных геологических эпох убедительно свидетельствует об изменениях органического мира во времени. И что примечательно, в более молодых геологических пластах учёные находили останки животных и растений, относящихся к видам, похожим на современные. Чем старше становился пласт, тем меньше было сходство ископаемых останков с современными живыми существами и тем больше сходство всех организмов между собой.

Всё это говорило о происхождении живых существ от одного общего предка, на что и указывала теория Дарвина. Также полученные данные предоставили большой материал о преемственных связях между различными систематическими группами: в одних случаях удалось установить переходные формы, в других — целые филогенетические ряды, т. е. ряды видов, последовательно сменяющих один другой (рис. 45).



Рис. 45. Эволюция стопы лошади

Российский учёный Карл Бэр впервые описал процесс возникновения тканей и органов в ходе развития эмбриона, по-новому взглянув на уже известное к тому времени явление сходства зародышевых стадий животных, относящихся к разным классам позвоночных. Сформулированный Бэром закон зародышевого сходства гласил: «Эмбрионы животных одного типа на ранних стадиях развития сходны» (подробнее см. § 3). Сходство зародышей разных систематических групп свидетельствует об общности их происхождения.

Большое значение для понимания истории развития органического мира имели результаты изучения геологического прошлого Земли. В XIX в. английский учёный Чарлз Лайель (1797—1876) составил первую версию геохронологической шкалы, которая отражала все основные этапы истории нашей планеты. Датировками Лайеля пользовался Чарлз Дарвин при написании «Происхождения видов путём естественного отбора». В свою очередь, эта работа произвела на уже пожилого Лайеля такое сильное впечатление, что он отказался от своих прежних взглядов на происхождение земной жизни (которые основывались на тексте Библии) и стал убеждённым дарвинистом.

В XX в. и в настоящее время в «свидетели эволюции» были включены данные молекулярной биологии, биохимии и цитологии. То, что все живые организмы состоят из клеток, имеющих сходный план строения и химический состав, универсальность генетического кода, единые принципы хранения, передачи и реализации наследственной информации, говорит о том, что современные живые существа имеют общее происхождение.

ЭВОЛЮЦИЯ • ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ, БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ, ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР



ПОДУМАЙТЕ

Почему теория, предложенная Ч. Дарвином, уже более полутора веков является актуальной?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. Что понимают под эволюцией живой природы в современной биологии?
2. Что является фундаментальным следствием признания существования эволюции?
3. Как Жан Батист Ламарк объяснял многообразие видов и приспособленность организмов к конкретным условиям среды?
4. В чём заключаются основные положения учения Чарлза Дарвина?
5. Почему учение Дарвина не потеряло своей актуальности в настоящее время?



Совершенствуемся

1. Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, сделайте вывод о том, что объединяло взгляды большинства учёных-биологов в отношении происхождения видов и их многообразия на Земле до публикации Дарвином своих фундаментальных работ.
2. Подготовьте сообщения/мультимедиапрезентации о Ч. Дарвине как учёном-исследователе и основоположнике учения об эволюции органического мира. Для работы используйте сайт: http://charles-darwin.narod.ru
3. Составьте сравнительную таблицу взглядов учёных на развитие эволюционных идей.



Это интересно

Эволюционная теория Ламарка. Ламарк понимал эволюцию как процесс прогрессивных изменений от одной формы к другой, от простого к сложному. Первая причина данных изменений, по Ламарку, заключается в неотъемлемом внутреннем стремлении всего органического мира к непрерывному изменению и улучшению *(врождённое стремление к совершенствованию)*. Вторая причина, от которой зависит эволюция органического мира, — это воздействие на организмы той обстановки, в которой они живут *(прямое воздействие среды)*. Причём изменения животных и растений под действием внешних условий он объяснял по-разному. По мнению Ламарка, растения воспринимают изменения условий непосредственно через обмен веществ с внешней средой. А в отношении животных он объяснял это действием обстоятельств (условий среды) через привычку (упражнение органов), приводя в качестве примера жирафа (рис. 46).



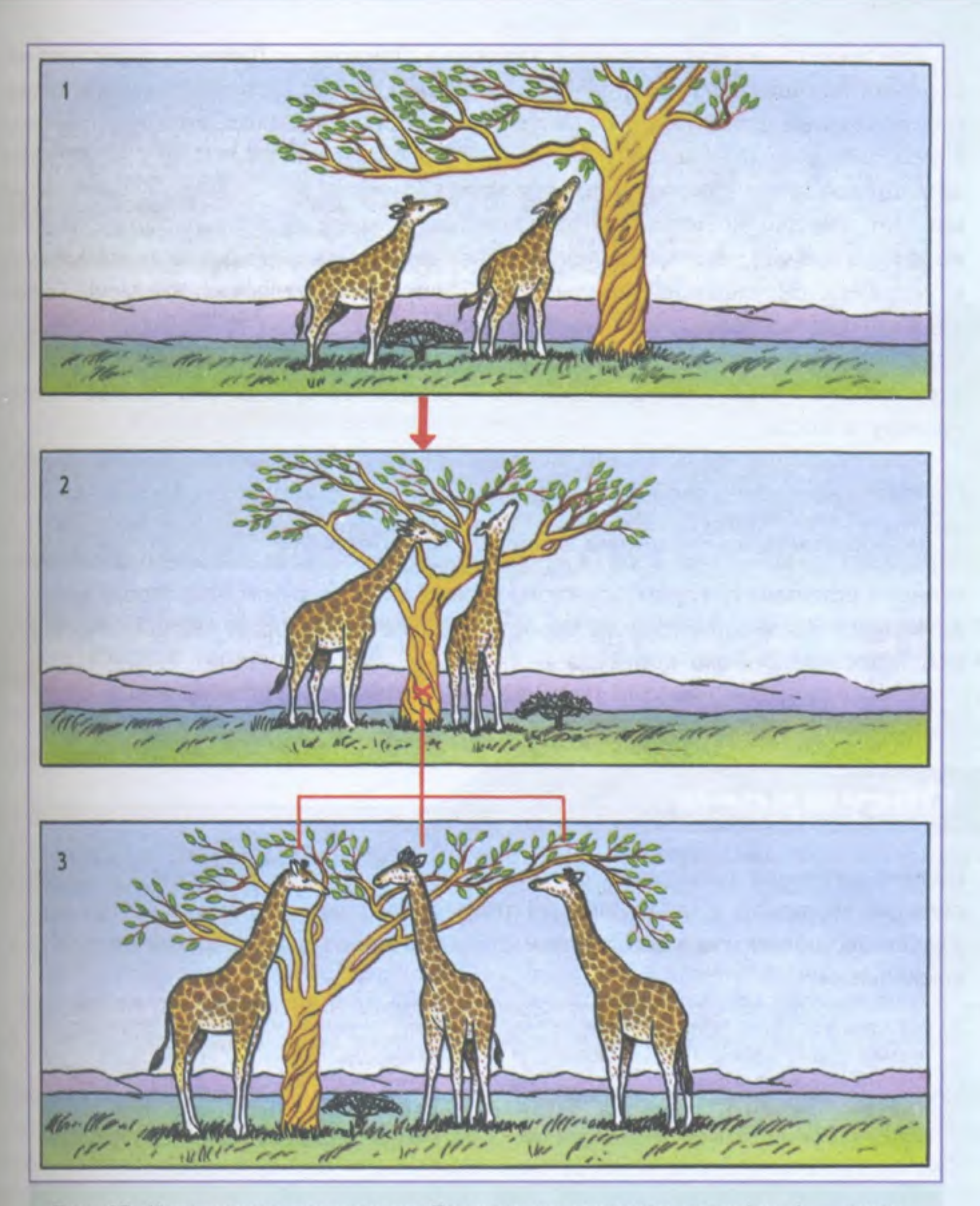


Рис. 46. Упражнение органов по Ламарку на примере жирафа: *1* — жирафы с короткими шеями пытаются дотянуться до листьев, при этом их шеи вытягиваются; *2* — в результате у некоторых жирафов шея стала длиннее; *3* — этот благоприобретённый признак был унаследован их потомками

Ламарк полагал, что если обстоятельства приводят к тому, что состояние индивидуумов становится для них обычным и постоянным, то происходит «упражнение органов» и внутренняя организация таких индивидуумов в конце концов изменяется. Потомство, получающееся при скрещивании таких индивидуумов, сохраняет приобретённые изменения.

Как видите, между теориями эволюции Ламарка и Дарвина существует несколько принципиальных различий. Первый считал, что наследуются только благоприятные для живого существа изменения признаков, которые появились в результате «упражнений органов». Второй же утверждал, что наследуются вообще все изменения признаков, вне зависимости от того, благоприятные они или нет, однако носитель этого признака выживет и оставит потомство только в том случае, если унаследованное изменение повысит его адаптивность к условиям окружающей среды. Таким образом, эволюция, согласно Ламарку, является направленным и закономерным процессом (и больше напоминает игру в шахматы с окружающей средой), в то время как Дарвин считал, что в её основе лежат ненаправленность и случайность, т. е. она больше похожа на игру в кости.

Как показали дальнейшие исследования, прав оказался именно Дарвин. Однако некоторые эволюционные процессы в природе происходят так, как это описывал Ламарк, например, формирование врождённого иммунитета у зародыша есть не что иное, как ламарковское «наследование благоприобретённого признака». Таким образом, можно сказать о том, что теория великого французского эволюциониста верно описывает некоторые частные закономерности эволюционного процесса.

Обсуждаем

Изучив материал параграфа об эволюционной теории Ч. Дарвина и дополнительный материал «Эволюционная теория Ламарка», проведите обсуждение в классе эволюции жирафов с точки зрения обеих теорий. Аргументируйте свои высказывания.

Движущие силы эволюции, их влияние на генофонд популяции

§12

Вспомните:

1. Что понимают под изменчивостью организмов? Какие её виды вам известны?
2. Что такое генотип и фенотип?
3. Что такое гены? Какие гены называют аллельными?
4. Что такое мутации? Какие виды мутаций вам известны?

Движущие силы (факторы) эволюции. На сегодняшний день с позиций синтетической эволюционной теории эволюции в качестве основных движущих сил выделяют: мутационный процесс (мутационную изменчивость), комбинативную изменчивость, популяционные волны, дрейф генов, изоляцию и естественный отбор.

Элементарные факторы эволюции — это такие факторы, воздействие которых изменяет частоту аллелей и генотипов в популяции (генетическую структуру популяции).

Каждый из этих факторов может оказать то или иное количественное воздействие на популяцию и вызвать изменения в её генетической структуре.

Мутационный процесс. Как вам уже известно, большинство новых признаков и свойств живых организмов возникают в результате проявления *мутаций*. Подавляющее большинство возникающих мутаций рецессивно, а потому не проявляется фенотипически. Это объясняется тем, что из двух аллельных генов, имеющихся у гетерозиготной особи, один бывает обычно доминантным, а другой рецессивным, но в гетерозиготном состоянии проявляется только доминантный аллель. Если, например, у человека имеется доминантный аллель, обеспечивающий карий цвет глаз, и рецессивный, отвечающий за голубой цвет глаз, то его глаза будут карие — несмотря на то, что в его геноме есть ген голубых глаз (который никак не проявится).

Мутационный процесс приводит к возникновению новых аллелей (или генов) и их сочетаний. В результате мутации возможен переход гена из одного аллельного состояния в другое (из доминантного в рецессивное) или полное его изменение (замена одного гена другим).

Из-за того что мутации случайны, мутационный процесс не обладает направленностью. Поэтому без участия других факторов эволюции он не может направлять изменение природной популяции. Этот процесс лишь поставляет элементарный эволюционный материал для естественного отбора. Рецессивные мутации в гетерозиготном состоянии составляют скрытый резерв изменчивости, который может быть творчески использован естественным отбором при изменении условий существования, поскольку при существенном изменении таких условий те мутации, которые раньше были вредными, могут оказаться полезными.

Комбинативная изменчивость возникает в результате образования у потомков новых комбинаций уже существующих генов, унаследованных от родителей. Напомним, что причинами комбинативной изменчивости являются: перекрёст хромосом (рекомбинация), случайное расхождение гомологичных хромосом в мейозе и случайное сочетание гамет при оплодотворении.

Популяционные волны (волны жизни) — это периодические колебания численности популяции в сторону как её увеличения, так и уменьшения.

Причинами популяционных волн могут быть:

1) периодические изменения факторов среды (сезонные колебания температуры, влажности и т. д.);

2) непериодические изменения (природные катастрофы);

3) заселение видом новых территорий (сопровождается резким увеличением численности).

В качестве эволюционного фактора популяционные волны выступают в малочисленных популяциях, где возможно проявление *дрейфа генов*.

Дрейф генов — случайное ненаправленное изменение частот аллелей и генотипов в популяциях.

Если популяция мала по численности, то в результате случайных событий некоторые особи независимо от степени своей приспособленности к условиям окружающей среды могут оставить или не оставить потомство, вследствие чего частота проявления некоторых аллелей значительно изменится за одно или несколько поколений. Так, при резком сокращении численности популяции (например, вследствие сезонных колебаний, сокращения кормовых ресурсов, пожара и т. д.) среди оставшихся в живых немногочисленных особей могут быть редкие генотипы. Возникает так называемый *эффект бутылочного горлышка*. Если в дальнейшем численность популяции восстановится за счёт этих особей, то это приведёт к случайному изменению частот аллелей в генофонде популяции. Произойдёт так называемый *эффект основателя* (рис. 47). Всё это различные варианты дрейфа генов.

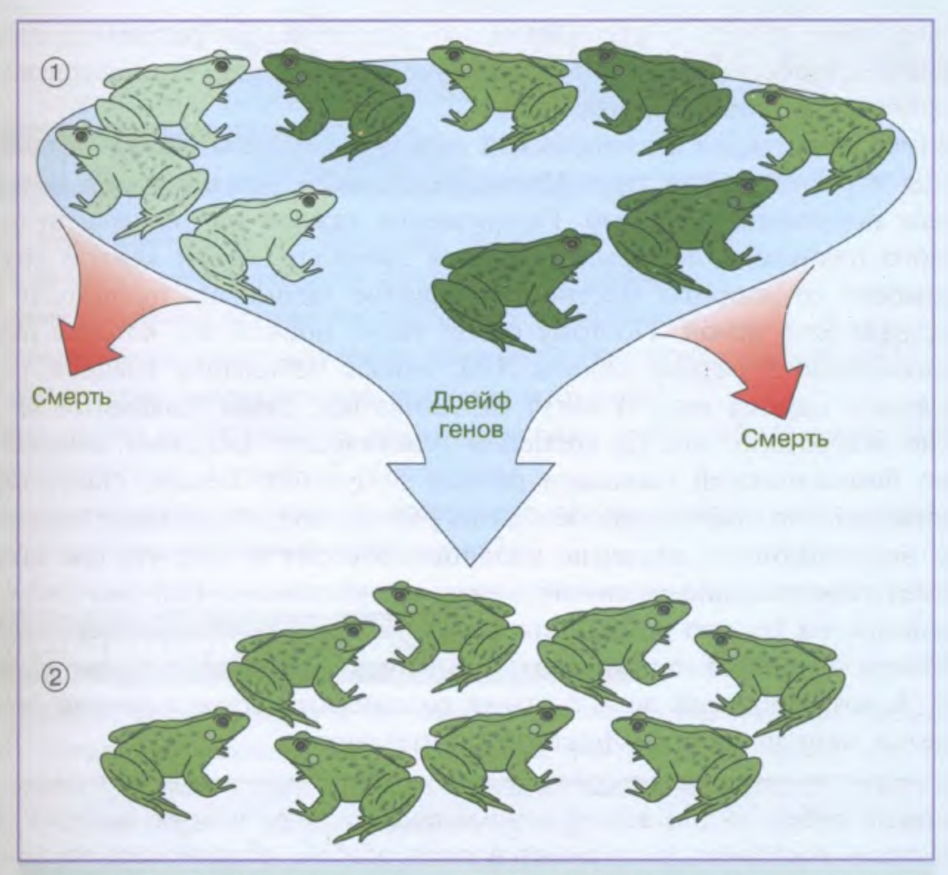


Рис. 47. Дрейф генов: *1* — эффект бутылочного горлышка; *2* — эффект основателя

Таким образом, можно утверждать, что популяционные волны, так же как и рассмотренные выше варианты проявления наследственной изменчивости, не являются направляющими факторами эволюции, а вызывают случайные изменения в генофонде популяции. Однако для дальнейшего независимого развития популяции на основе собственного генофонда необходим фактор, обеспечивающий её изоляцию.

Изоляция обусловлена возникновением разнообразных механизмов, препятствующих свободному скрещиванию. Между образовавшимися независимыми популяциями прекращается обмен генетической информацией, в результате чего начальные различия генофондов этих популяций увеличиваются и закрепляются. Изолированные популяции могут подвергаться различным эволюционным изменениям и постепенно превращаться в разные виды.

Различают пространственную и биологическую изоляцию. *Пространственная (географическая) изоляция* связана с географическими препятствиями (водные преграды, горы, пустыни и др.), а для малоподвижных популяций — просто с большими расстояниями. *Биологическая изоляция обусловлена* невозможностью спаривания и оплодотворения между особями различных популяций (в связи с изменением сроков размножения, строения или других факторов, препятствующих скрещиванию), а также гибелью зигот (вследствие биохими-

ческих различий гамет) и стерильностью потомства (в результате нарушения конъюгации хромосом при гаметогенезе) в том случае, если вышеописанное оплодотворение всё-таки произойдёт.

Например, популяции атлантической сельди в различных районах Океана размножаются в разное время года. Имеются весенне-, летне-, осенне- и зимненерестящиеся популяции этих рыб. Размножение каждой из них зависит от развития мелкого планктона, которым питаются личинки особей каждой популяции. В зависимости от широты местности развитие планктона происходит весной, летом, осенью или зимой. Поэтому особи таких популяций, которые размножаются обособленно в разные сезоны года, имеют небольшие внешние различия, но относятся к одному виду и могут скрещиваться, давая плодовитое потомство. Однако не исключено, что со временем генетические различия, появившиеся в результате биологической изоляции разных популяций сельди, станут настолько существенными, что спаривание особей из разных популяций будет невозможным.

Итак, эволюционное значение изоляции состоит в том, что она закрепляет и усиливает генетические различия между популяциями. Ещё раз следует обратить внимание на то, что изменения частот генов и генотипов, вызванные рассмотренными выше факторами эволюции, носят случайный и ненаправленный характер. А вот имеющий дело с этими различиями *естественный отбор* как раз является направляющим фактором эволюции.

Естественный отбор — это эволюционный процесс, в результате действия которого в популяции постоянно увеличивается доля особей, обладающих максимальной приспособленностью, т. е. наиболее благоприятными признаками, в то время как количество таковых с неблагоприятными признаками уменьшается.

Естественный отбор влияет на состав популяции: «убирая» из неё генотипы менее приспособленных особей, он делает её в целом более адаптированной к условиям внешней среды. При этом особи, обладающие набором наиболее благоприятных признаков, в конце концов начинают оказывать всё большее и большее влияние на разнообразие генотипов особей следующих поколений и в результате — на генофонд популяции в целом.

Длительное и направленное изменение генотипического состава популяции, т. е. её генофонда, получило название **элементарного эволюционного процесса**. Именно он является первым шагом в череде изменений, которые приводят к образованию новых видов.



ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ: МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС, ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВОЛНЫ • ДРЕЙФ ГЕНОВ • ИЗОЛЯЦИЯ • ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР • ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

ПОДУМАЙТЕ

Почему популяцию, а не вид или особь считают элементарной единицей эволюции? Аргументируйте свой ответ.

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Что такое элементарные факторы эволюции?
2. Что является направляющим фактором эволюции?
3. Почему генофонд популяции постоянно изменяется?
4. Какое значение имеет изучение изменения генофонда популяций?
5. В чём состоит эволюционное значение изоляции?
6. Какие факты могут служить доказательством приспособительного (адаптивного) характера изменений генофонда?
7. Какие изменения генофонда позволяют делать вывод о происходящих в популяции эволюционных изменениях?

Совершенствуемся



1. Подумайте, какие выводы о причинах различия в генетическом составе разных популяций человека можно сделать, учитывая тот факт, что люди с разными группами крови обладают разной восприимчивостью к некоторым болезням (малярии, диабету, астме и т. д.).
2. Ознакомьтесь с текстом о законе Харди—Вайнберга и решите задачи на его применение.

Это интересно



Закон Харди—Вайнберга. Одной из характеристик генофонда любой популяции является неравномерное распределение частот аллелей и генотипов особей. Под **частотой аллеля** биологи понимают его долю во всей совокупности аллелей данного гена. Исследования показали, что сумма частот всех аллелей равна единице:

$$p + q = 1,$$

где p — доля доминантного аллеля (А); q — доля рецессивного аллеля (a).

Таким образом, зная частоты аллелей, можно вычислить **частоты генотипов** в популяции (см. табл. 3):

Таблица 3

♀/♂	p (A)	q (a)
p (A)	p^2 (AA)	pq (Aa)
q (a)	pq (Aa)	q^2 (aa)

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1,$$

где p и q — частоты доминантного (A) и рецессивного (a) аллелей соответственно, p^2 — частота гомозиготного доминантного генотипа (AA); $2pq$ — ча-

стота гетерозиготного доминантного генотипа (*Аа*), q^2 — частота гомозиготного рецессивного генотипа (*аа*).

Описанную выше закономерность учёные называют **законом Харди—Вайнберга.** Он был сформулирован в 1908 г. английским математиком *Годфри Харди* и немецким врачом *Вильгельмом Вайнбергом* независимо друг от друга.

Закон Харди—Вайнберга: при определённых условиях относительные частоты аллелей в популяции остаются неизменными из поколения в поколение.

Закон справедлив, если соблюдаются следующие условия:
1) популяция велика; 2) в популяции осуществляется свободное скрещивание (панмиксия); 3) отсутствует отбор; 4) не возникает новых мутаций; 5) нет миграции новых генотипов в популяцию или из популяции.

Следует заметить, что популяций, удовлетворяющих всем этим условиям в течение длительного времени, в природе не существует, поскольку на любую популяцию всегда действуют какие-нибудь внешние и внутренние факторы, нарушающие генетическое равновесие. Однако в лабораторных условиях создать такую популяцию вполне возможно.

Шаги к успеху

Как решать задачи с применением закона Харди—Вайнберга.

У клевера лугового поздняя спелость доминирует над скороспелостью и наследуется моногенно. Проверкой было установлено, что 4% растений относятся к раннеспелому типу клевера. Какую часть от позднеспелых растений составляют гетерозиготы? В данном контексте проверка означает оценку чистоты сорта.

Решение

1. Если бы позднеспелый сорт клевера был чистым, то в нём присутствовали бы только растения с генотипом *АА*. Но на момент проверки (апробации) сорт оказался не очень чистым, так как 4% особей составляли раннеспелые растения с генотипом *аа*. Значит, в этот сорт «затесались» аллели *а*.
2. Таким образом, генотип позднеспелого сорта клевера гетерозиготен (*Аа*), и его количество нам и надо определить.
3. Согласно закону Харди—Вайнберга $p + q = 1$, где p — доля доминантного аллеля, а q — рецессивного. По условию задачи 4% особей с генотипом *аа* составят 0,04 от всего сорта. Фактически это q^2, значит, частота встречаемости рецессивного аллеля *а* равна $q = \sqrt{0,04} = 0,2$. Тогда частота встречаемости доминантного аллеля *А* равна: $p = 1 - 0,2 = 0,8$.
4. Вычислим количество позднеспелых гомозигот: $p^2 = 0,8^2 = 0,64$, или 64%. Тогда количество гетерозигот *Аа* будет составлять $100\% - 4\% - 64\% = 32\%$. Поскольку всего позднеспелых растений 96%, то доля гетерозигот среди них составит $32 \cdot 100 : 96 = 33,3\%$.

Это интересно



Сергей Сергеевич Четвериков. Значительный вклад в становление нового взгляда на движущие силы эволюции с позиций популяционной генетики внёс русский учёный *Сергей Сергеевич Четвериков* (1880—1959). Его работы позволили рассматривать *мутационную изменчивость* организмов в популяциях как материал для естественного отбора.

Кроме того, проводя свои исследования, Четвериков обратил внимание ещё на одно важное свойство популяции — колебание её численности, которое он назвал *волнами жизни* или *популяционными волнами* (рис. 48). Конкретные причины их возникновения могут быть весьма разнообразны, но в результате происходит случайное уничтожение части особей популяции. При этом её генотипический состав может совершенно и непредсказуемо меняться: редкий (до падения численности) генотип может сделаться обычным и быть подхваченным естественным отбором, а может и вовсе исчезнуть.



Сергей Сергеевич Четвериков

Типы изолирующих механизмов. Репродуктивная изоляция между видами поддерживается при помощи биологических преград — репродуктивных изолирующих механизмов. В целом изолирующие механизмы подразделяются на два основных типа. К первому относят *предзиготические* механизмы, т. е. те, чьё действие предшествует образованию зиготы. Они создают препятствия для спаривания особей, относящихся к разным популяциям. Ко второму типу относят *постзиготические* механизмы, включающиеся после образования зиготы. Их действие приводит к снижению жизнеспособности или плодовитости гибридного потомства.

Предзиготические изолирующие механизмы подразделяют на группы в зависимости от факторов, создающих препятствие для спаривания особей. Изоляция может обеспечиваться экологическими факторами, когда популяции занимают одну и ту же территорию, но различные местообитания, и поэтому их особи не встречаются друг с другом (экологическая изоляция), а также различными сроками размножения у разных особей (временная изоляция). Она может возникать и из-за разного поведения в период размножения, что приводит к отсутствию взаимной привлекательности самца и самки (этологическая, или поведенческая, изоляция), и, наконец, в результате различий в размерах или форме половых органов или же в строении цветков (механическая изоляция).

Рассмотрим примеры одной из таких изоляций. На Гавайских островах обитают два вида фруктовых мушек, внешне очень похожие. Оба вида обитают в одних и тех же местах, питаясь соком одного и того же древесного растения. Однако их положение в экосистеме различно: представители первого вида проводят жизнь в кроне деревьев, употребляя в пищу сок, стекающий по стволам и ветвям верхних ярусов, а второго — в лесной подстилке (они ищут лужицы накапавшего с деревьев сока). Скрещивания между особями этих видов никогда не происходит из-за пространственной разобщённости, которая возникает вследствие разной экологической специализации.

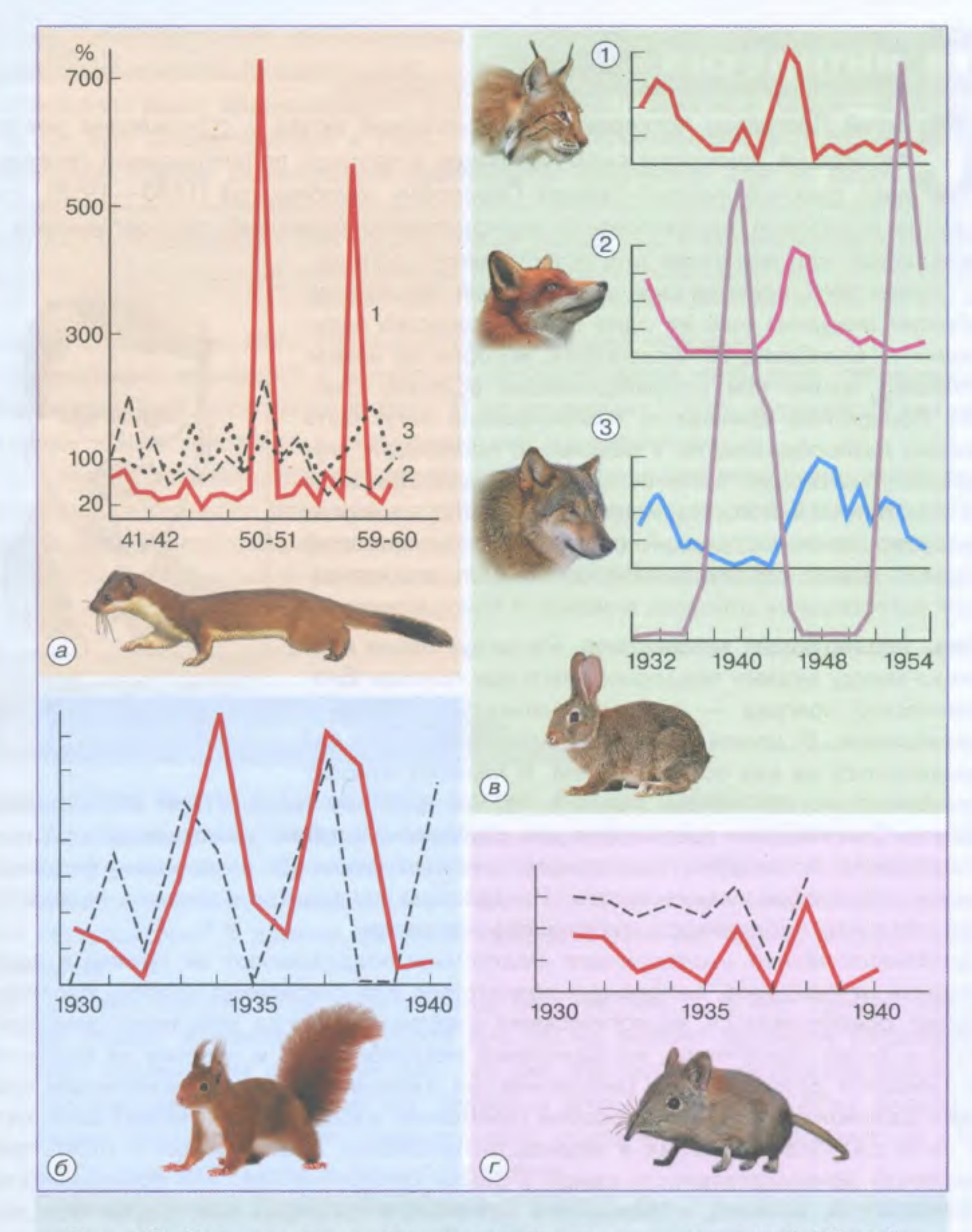


Рис. 48. Волны жизни в разных популяциях: *а* — горностай (*Mustella erminea*): *1* — северные популяции, *2–3* — южные районы; б — обыкновенная белка (*Sciuris vulgaris*) (сплошная линия) и величина урожая семян ели обыкновенной (*Picea abies*) в Костромской области; *в* — заяц-беляк (*Lepus timidis*) и хищники (*1* — рысь, *2* — лисица, *3* — волк) в центральных районах европейской части России; *г* — землеройки рода *Sorex* и максимальная высота паводков в разные годы в той же области

Интересный пример поведенческой изоляции демонстрируют представители некоторых видов светлячков, обитающих рядом. Для особей каждого из них характерна своя световая траектория, т. е. траектория брачного ночного полёта, во время которого самец светится, и свои типы испускаемых самкой световых сигналов.

Траектории могут быть зигзагообразными, прямыми или в форме петли, а световые пульсации — короткими или длинными в виде устойчивых отблесков. При спаривании особи подбирают друг друга, строго ориентируясь на тип светового сигнала. Этот пример показывает, что изоляция между популяциями может закрепляться путём формирования определённых типов поведения (выработки рефлекторных реакций лишь на сигналы определённого типа).

У многих животных период размножения начинается при строго определённых сочетаниях внешних факторов (например, температуры или освещённости). Эти факторы действуют как сигналы к началу спаривания. Особи различных видов реагируют на одни и те же факторы по-разному, что является причиной несовпадения их сроков размножения.

У животных с наружным оплодотворением (морских звёзд и некоторых видов моллюсков) роль изолирующих факторов играют различия в строении специальных белковых молекул, которые связывают друг с другом сперму и яйцеклетки. Находясь на поверхности яйцеклеток, эти молекулы реагируют лишь на сперматозоиды «своего» вида, что исключает возможность слияния половых продуктов разных видов. А у животных, для которых характерно внутреннее оплодотворение, эту роль играют различия в строении половых органов.

Постзиготические изолирующие механизмы также подразделяются на группы в зависимости от того, приводят ли они к нарушениям развития самих гибридов (и в конечном счёте к их нежизнеспособности) или неспособности гибридов производить полноценные гаметы.

Межвидовые гибриды обычно быстро погибают или остаются бесплодными. Например, мул — гибрид лошади и осла — стерилен, он не может произвести потомство из-за того, что его набор хромосом препятствует нормальному прохождению мейоза (см. с. 85—86).

Обычно репродуктивная изоляция между видами поддерживается несколькими механизмами. Так, временная изоляция чаще встречается у растений, а этологическая — у животных.

Обсуждаем



Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, обсудите с одноклассниками, какие свойства живого, процессы и явления могут рассматриваться в качестве главных движущих сил эволюции с позиций современной биологической науки. Ответ аргументируйте и подтвердите примерами.

§ 13 Естественный отбор как фактор эволюции

Вспомните:

1. Какие факторы эволюции вам известны?
2. Что такое адаптация?
3. Какие адаптации организмов к окружающей среде вы знаете?

Естественный отбор — направляющий фактор эволюции. Естественный отбор происходит лишь тогда, когда генотипы особей в популяции различаются. Но в то же время объектами его непосредственного воздействия являются не генотипы, а фенотипы отдельных особей, т. е. отбор по фенотипам является, по сути, отбором генотипов, так как потомкам передаются не признаки, а гены, обусловливающие (детерминирующие) их развитие. В результате в популяции происходит увеличение относительного числа особей, обладающих определённым свойством или качеством.

Формы естественного отбора. Различают три основные формы естественного отбора: *движущий*, *стабилизирующий* и *разрывающий* (*дизруптивный*).

Движущий отбор направлен на сохранение мутаций, изменяющих среднюю величину признака. Он проявляется при изменении условий окружающей среды. Особи популяции имеют некоторые различия по генотипу и фенотипу, и при длительном изменении внешней среды преимущество в жизнедеятельности и размножении может получить часть особей вида с некоторыми отклонениями от нормы. В результате вариационная кривая смещается в направлении приспособления к новым условиям существования. Так происходит, например, формирование устойчивости к ядохимикатам у насекомых и грызунов или к антибиотикам у микроорганизмов (рис. 50 на с. 109).



Рис. 49. Берёзовые пяденицы на стволах деревьев

Ещё один пример — это проявление индустриального меланизма, выражавшегося в постепенном увеличении частоты встречаемости особей бабочек берёзовой пяденицы (*Biston betularia*) с

тёмной окраской в промышленных районах Англии в XVIII—XIX вв. В этот период кора большинства местных деревьев стала тёмной из-за исчезновения лишайников, чувствительных к загрязнению атмосферы. В результате тёмные бабочки, бывшие прежде более заметными на светлом фоне коры, наоборот, стали менее заметны. Таким образом они получили шанс оставить больше потомства, чем постоянно выедаемые птицами светлые формы (рис. 49).

Стабилизирующий отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к меньшей изменчивости средней величины признака. Он действует при относительно постоянных условиях окружающей среды, т. е. пока сохраняются условия, давшие преимущество проявлению конкретного признака (свойства). В качестве примера можно указать сохранение у насекомоопыляемых растений размеров и формы цветка, так как цветки должны соответствовать размерам тела насекомого-опылителя. Именно этот отбор способствует сохранению типичного облика представителей того или иного вида (рис. 50).

Разрывающий (дизруптивный) отбор направлен на сохранение мутаций, ведущих к наибольшему отклонению от средней величины признака. Его действие проявляется тогда, когда условия среды изменяются так, что преимущество приобретают особи с крайними отклонениями от нормы. В результате разрывающего отбора формируется полиморфизм популяции, т. е. наличие нескольких различающихся по какому-либо признаку групп. Например, в популяциях насекомых, живущих на океанических островах, где часто дуют

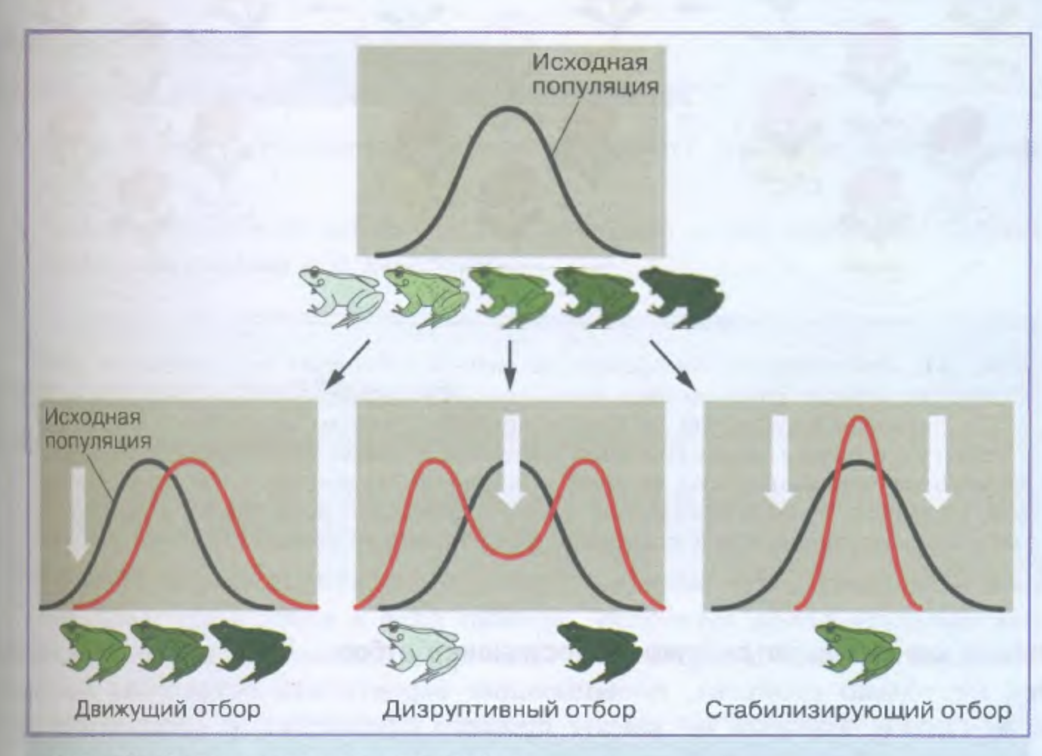


Рис. 50. Формы естественного отбора

сильные ветры, получают эволюционное преимущество либо особи с гипертрофированными (чересчур большими) крыльями, либо те, у кого они, наоборот, рудиментарны (см. рис. 50).

Изменения генофонда, вызываемые естественным отбором. Естественный отбор приводит к *направленным* изменениям генофонда, например к последовательному возрастанию частот одних генов (полезных в данных условиях) и к снижению других. В результате естественного отбора в генофонде популяций закрепляются полезные гены, т. е. те, что способствуют выживанию особей в данных условиях окружающей среды. Их доля возрастает, и общий состав генофонда меняется, а вслед за ним — и частота встречаемости определённых фенотипов (вспомните приведённый выше пример с берёзовой пяденицей). Это, в свою очередь, приводит к улучшению приспособленности всей популяции к данным условиям внешней среды (рис. 51).

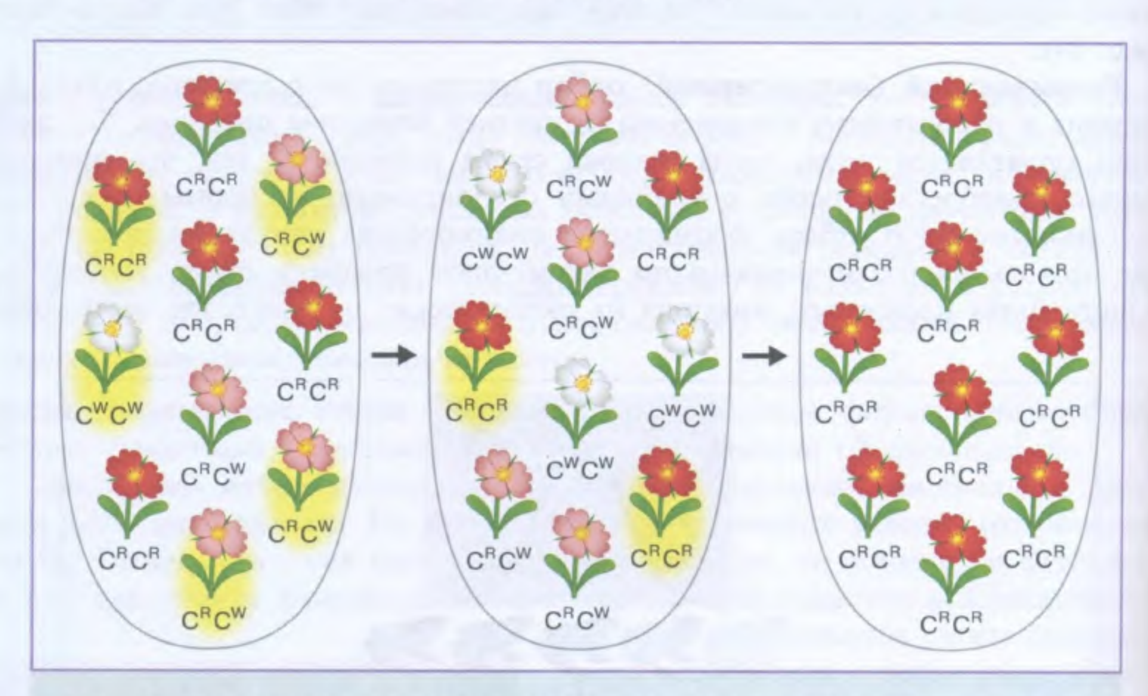


Рис. 51. Изменчивость генофонда различных популяций под действием естественного отбора: красный цвет лепестков, обусловленный сочетанием аллелей C^RC^R, оказался вначале не особенно привлекательным для одного опылителя (бабочки), поэтому через год доля растений с этими аллелями уменьшилась. Однако на следующий год сменился основной опылитель – им стали пчёлы. Им, наоборот, больше нравились цветки с красными лепестками, в результате чего на следующий год в популяции остались только они

Адаптации как результат действия естественного отбора. Действию отбора подвергаются не только свойства, повышающие вероятность оставления потомства, но и признаки, которые не имеют прямого отношения к воспроизводству. В ряде случаев отбор может быть направлен на создание взаимоприспособлений видов друг к другу (цветки растений и посещающие их насекомые).

Также могут возникать признаки, не способствующие выживанию отдельной особи, но обеспечивающие выживание популяции в целом. Таковым, например, является агрессивное поведение пчел при угрозе улью — ужалившая пчела гибнет, но, отгоняя врага, она сохраняет семью. В целом отбор играет творческую роль в природе, поскольку из ненаправленных наследственных изменений закрепляются те, которые могут привести к образованию новых групп особей, более совершенных в данных условиях существования.

ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА: ДВИЖУЩИЙ, СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ, ДИЗРУПТИВНЫЙ (РАЗРЫВАЮЩИЙ)



ПОДУМАЙТЕ

Что произойдёт, если условия среды будут изменяться быстрее, чем формирование адаптаций у популяции?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Какие формы естественного отбора выделяют? Дайте их краткую характеристику.
2. Почему естественный отбор считают движущей силой эволюции? Что определяет направление его действия?

Совершенствуемся



1. Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающую формы естественного отбора.
2. Сравните формы естественного отбора, выделив черты сходства и различия. Ответ представьте в виде таблицы. Используя дополнительные источники информации, приведите примеры для каждой формы отбора.



Это интересно

Молекулярные часы эволюции. Современные биологи могут наблюдать и измерять изменения генофонда популяций с помощью специальных биохимических методов, например путём анализа последовательности аминокислот в белках или последовательности азотистых оснований в молекулах ДНК. К ним относится метод *молекулярных часов эволюции.* Его суть состоит в следующем: известно, что у близких видов эволюционно значимые изменения в ДНК происходят с одинаковой скоростью (например, одна замена в тысячу лет). В таком случае, подсчитав количество различающихся пар оснований в генах двух таких видов, мы выясним, когда на Земле обитал их общий предок.

Этот метод используют в тех случаях, когда данного предка не могут найти палеонтологи, например, из-за того, что он не обладал твёрдым скелетом и поэтому не сохранился в каменной летописи.

Горизонтальный перенос генов. Долгое время в науке был известен только один способ переноса генов от одной особи к другой — вертикальный (так называют перенос генов от родителей к детям). Однако не так давно был открыт и другой способ генетического переноса — горизонтальный. В его осуществлении принимают участие вирусы и микроорганизмы (паразиты и симбионты), которые проникают в клетки эукариотов. Хотя эффект от горизонтального переноса генов наблюдается в природе довольно редко, однако и этот механизм способен привести к проявлению элементарных эволюционных процессов.

Например, некоторые микроорганизмы из рода *Agrobacterium* перед тем, как внедриться в организм растения (или животного), запускают туда свои плазмиды, ДНК которых содержат гены, чьи белки подавляют защитные свойства клеток хозяина. В результате эта ДНК может встроиться в геном не только соматических, но и половых клеток. В этом случае новый для растения набор генов будет передан потомкам. И, возможно, через какое-то время он, слегка модифицировавшись под воздействием мутаций, приведёт к появлению у этих растений несвойственных им прежде признаков. Интересно, что этот способ внедрения в организм новых генов лежит в основе весьма распространённой ныне технологии ГМО — генетических модификаций живых объектов (рис. 52 на с. 114—115).

Иногда эукариоты получают бактериальные гены от тех прокариотических клеток, которые они съели (доказано, что некоторые плазмиды бактерий устойчивы к действию пищеварительных ферментов). Именно так, по мнению учёных, фитопатогенные (т. е. поражающие растения) нематоды из отряда *Tylenchidae* получили гены, белки которых (целлюлазы) помогают этим червям разрушать стенку растительных клеток для того, чтобы высосать их содержимое. Интересно, что этих белков нет вообще ни у кого из эукариотов, а вот у прокариотов они встречаются достаточно часто.

Молекулярный анализ показал, что эти гены почти на 100% совпадают с теми, которые присутствуют в геноме бактерии *Ralstonia solanacearum,* кото-

рая паразитирует на тех же самых растениях, что тиленхиды. Видимо, когда-то предки этих фитопатогенных нематод проглатывали предков ральстонии, копаясь в корнях растений, однако плазмиды этих бактерий избегли расщепления пищеварительными ферментами. В результате бактериальная ДНК встроилась в разные клетки нематод (в том числе и в половые).

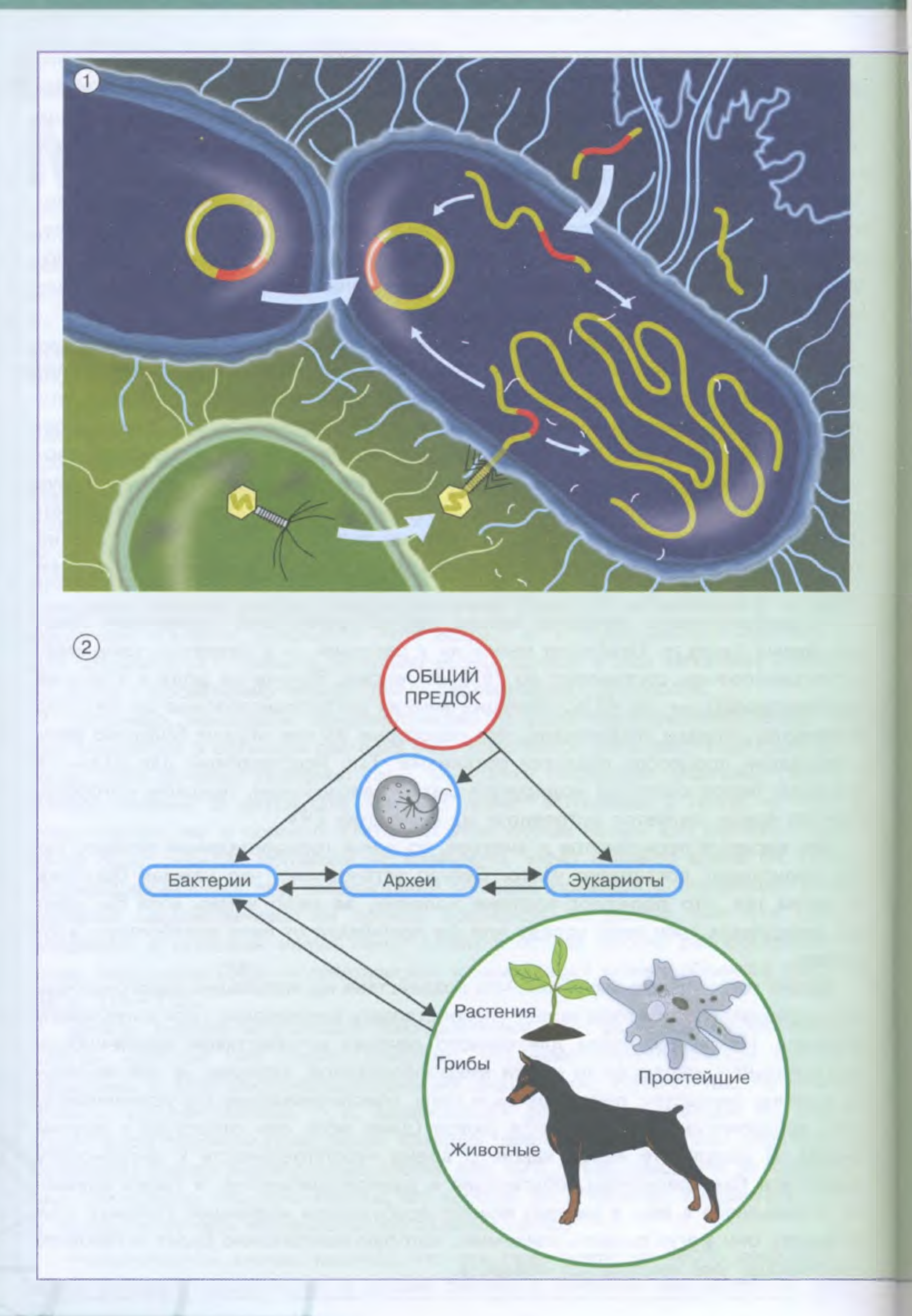
Насколько распространён горизонтальный перенос среди разных таксономических групп живых организмов? Среди эукариотов он, судя по всему, достаточно редок — известно всего несколько десятков случаев, когда появление нового гена в геноме животных, растений или грибов в результате горизонтального переноса можно считать доказанным.

Большинство элементов генома, возникающих именно таким образом, — это *ретротранспозоны*, подвижные участки генома, которые не сидят в конкретном месте хромосомы, а постоянно путешествуют по ней. Считается, что они произошли от «забытой» когда-то в геноме эукариотов ДНК *ретровирусов* — внутриклеточных паразитов, которые используют для репликации своего генома механизм обратной транскрипции (как это делает ВИЧ — вирус иммунодефицита человека). При нём вирусный фермент обратная транскриптаза синтезирует одну нить ДНК на матрице вирусной РНК, а затем уже на матрице синтезированной нити ДНК достраивает вторую, комплементарную ей нить.

Ретротранспозоны являются весьма распространёнными элементами геномов живых существ. Особенно много их у растений — у кукурузы, например, ретротранспозоны составляют до 78% от генома. Велика их доля и в геноме млекопитающих — до 48%. Функции многих ретротранспозонов до сих пор неизвестны, однако установлено, что некоторые из них играют большую роль в регуляции процессов развития организма. Так, необходимый для развития плаценты белок синтицин кодируется ретротранспозоном, предком которого, судя по всему, является ретровирус из семейства ERV.

Что касается прокариотов и вирусов, то у них горизонтальный перенос генов происходит достаточно часто. Сейчас установлено, что каждая бактерия из числа тех, что образуют плотные колонии, за свою жизнь хотя бы один раз передавала свои гены соседу или же принимала от него аналогичную «посылку».

Кроме того, учёные выяснили, что воздействие на популяцию какого-нибудь неблагоприятного фактора может способствовать активизации горизонтального переноса. Например, после длительного лечения антибиотиком какой-нибудь бактериальной инфекции те особи микроорганизмов, которые не чувствительны к этому лекарству, передают свои гены, обеспечивающие эту устойчивость, всем прокариотам, что находятся рядом (даже если они относятся к другим видам). В результате через какое-то время чувствительность к антибиотику теряет вся бактериофлора, обитающая в данном организме, а также случайно оказавшиеся в нём в данный момент возбудители инфекций. Покинув этот организм, они могут вызвать эпидемию, которую невозможно будет остановить при помощи уже имеющихся лекарств.


1
2
ОБЩИЙ ПРЕДОК
Бактерии
Археи
Эукариоты
Растения
Грибы
Простейшие
Животные

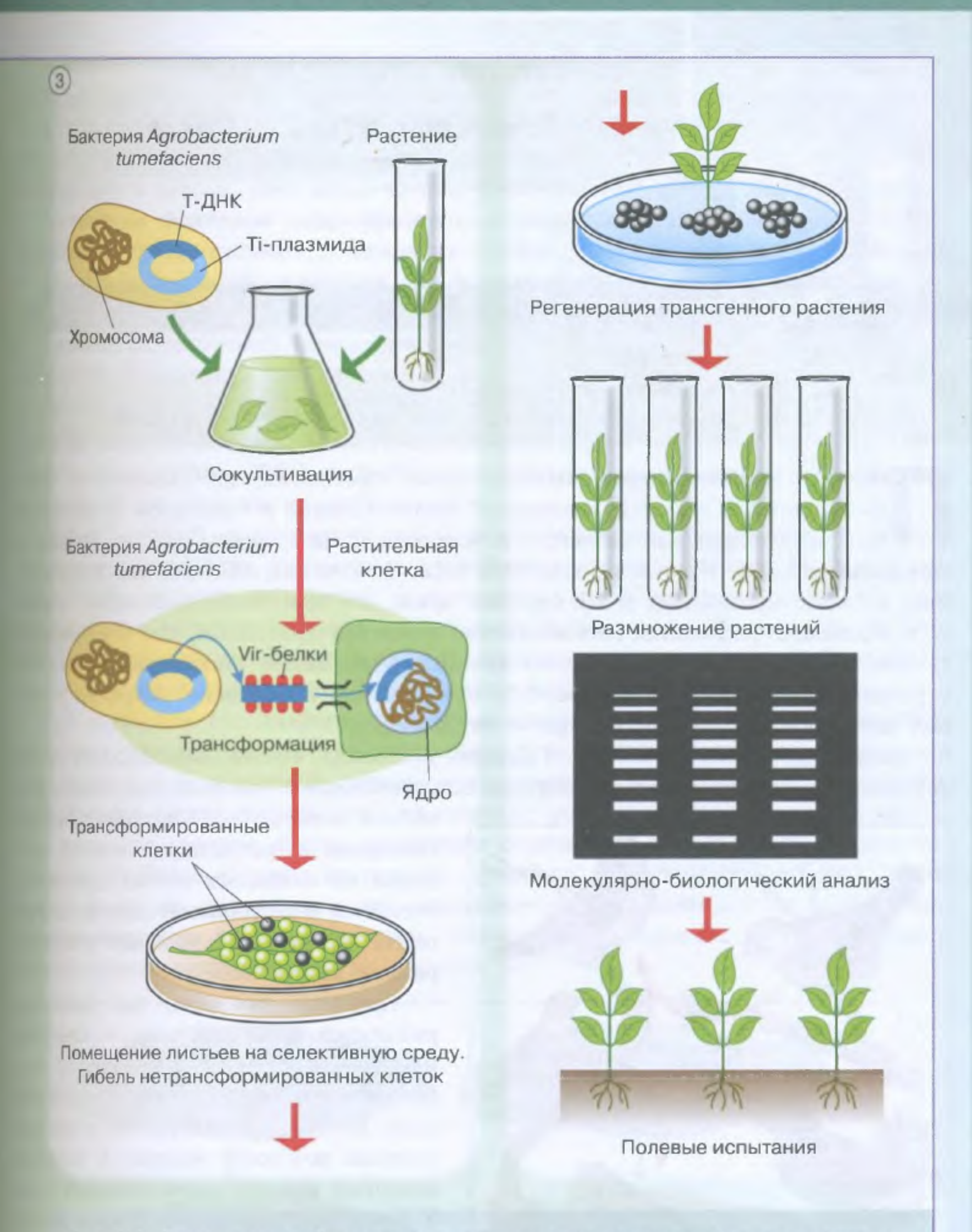


Рис. 52. Горизонтальный перенос генов и его использование при изготовлении ГМО: *1* — бактерии посредством плазмид обмениваются участком ДНК, полученным от бактериофага; *2* — обмен генами между представителями всех царств, осуществляемый прокариотами; *3* — метод генетической модификации растений, разработанный на основе механизмов горизонтального переноса генов

§14 Микроэволюция и макроэволюция

Вспомните:

1. Что такое вид?
2. Что называют популяцией?
3. Что такое изоляция? Чем она может быть обусловлена?

Понятие о микроэволюции. Эволюционные изменения, протекающие на уровне популяций в форме изменения частот аллелей и генотипов на протяжении нескольких поколений, т. е. изменения на видовом уровне, называют **микроэволюцией**. Итогом проявления таких изменений является видообразование, которое происходит в тех случаях, когда две или более популяции одного вида настолько расходятся (отклоняются) по своим признакам, что это приводит к появлению новых видов, особи которых утрачивают способность свободно скрещиваться между собой (рис. 53). Это явление в биологии получило название **дивергенции** (от лат. *divergo* — отклоняюсь).

Например, в своё время Чарлз Дарвин установил, что на Галапагосских островах обитает множество видов вьюрков, объединённых в три рода: земляные, древесные и славковые. Земляные вьюрки гнездятся в засушливой зоне и кормятся на открытых местах, древесные гнездятся в засушливой зоне и кормятся на деревьях, а славковые занимают разные местообитания.

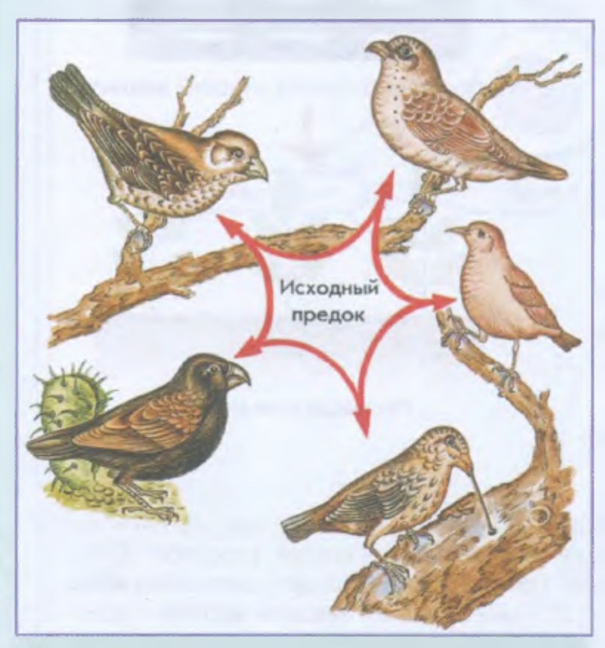


Рис. 53. Дивергенция: разнообразие галапагосских вьюрков, происходящих от одного общего предка

Главный признак, по которому различают виды вьюрков, — строение клюва, которое тесно связано с особенностями питания особей каждого вида. На цветках кактуса питается кактусовый земляной вьюрок, у которого длинный клюв и расщеплённый язык. У большого земляного вьюрка имеется толстый массивный клюв, отлично справляющийся с крупными семенами. Дятловый древесный вьюрок получил своё название за прямой, как у дятла, клюв, которым он долбит древесную кору, ползая вверх и вниз по стволу.

Отсутствие длинного языка он компенсирует использованием таких приспособлений для добычи пищи, как кактусовая игла или веточка, которую птица удерживает в клюве при выковыривании насекомых из выдолбленного ею отверстия в коре. Представители разных видов дарвиновских вьюрков сейчас не скрещиваются друг с другом, хотя когда-то они произошли от одного исходного вида.

Ключевым фактором видообразования является генетическое разобщение популяций существующих в пределах ареала исходного вида — *изоляция*. Например, популяции, живущие на разных островах, изолированы друг от друга и их особи практически не смешиваются. Совершенно очевидно, что в условиях естественной географической изоляции различия в строении или поведении постепенно накапливаются, и это, в конце концов, может привести к образованию новых видов животных или растений.

Способы видообразования. Известный американский зоолог и эволюционист *Эрнст Майр* (1904—2005) разработал теорию, согласно которой в природе существуют три способа видообразования.

Первый способ представляет собой преобразование одного вида в другой. Он, как вы понимаете, не приводит к увеличению числа видов. Второй основан на гибридизации двух видов, в результате чего образуется третий. Именно так появилась культурная слива, являющаяся продуктом гибридизации тёрна и алычи. Третий способ, который обычно называют истинным видообразованием, основан на расхождении (дивергенции) признаков.

При истинном (по Майеру) видообразовании новый вид может появиться вследствие расчленения ареала популяции или группы популяций барьерами естественной, а в некоторых случаях искусственной (антропогенной) природы. Этот процесс может происходить на границе области распространения исходного вида, где условия жизни несколько отличаются от обычных (и соответственно там более активно протекают процессы естественного отбора). Такое видообразование, связанное с пространственной разобщённостью популяций, обычно называют **географическим**. Схематически процесс географического видообразования представлен на рисунке 54.

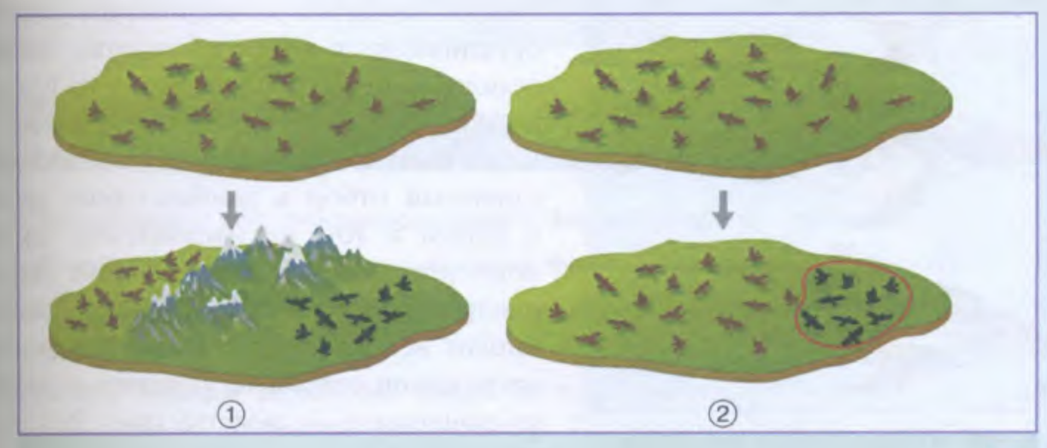


Рис. 54. Способы видообразования: *1* — при помощи географической изоляции; *2* — в результате экологической изоляции

Предположим, что популяцию некоторого вида разделяет барьер. Это может быть физическая или географическая преграда — река, канал, карьер и т. д. Наличие барьера препятствует свободному скрещиванию особей, а значит, и генетическому обмену. В результате естественного отбора в популяциях накапливается всё больше и больше генетических различий. Со временем эти различия становятся столь значительными, что включаются те или иные механизмы **репродуктивной изоляции**.

Экологическое видообразование имеет место быть в тех случаях, когда среди особей одной популяции возникают различия в образе жизни. Примером такого видообразования может служить образование двух форм растений, относящихся к виду большой погремок (*Rhinanthus alectorolophus*). Представители этих форм пока не отличаются друг от друга по морфологическим признакам, но взаимное опыление у них уже невозможно, поскольку одна форма цветёт весной, другая — в конце лета.

Причиной возникновения двух разных форм в рамках одного вида явилось, как это ни странно, антропогенное воздействие, а именно — ежегодное скашивание травы в середине лета. В результате него цветущие летом особи не давали потомства и постепенно вымирали. Так сформировалась сезонная изоляция, которая разделила популяцию на два потенциальных вида.

Конвергенция. Конвергенция — эволюционный процесс, при котором возникает сходство между организмами различных систематических групп из-за того, что они обитают в схожих условиях окружающей среды. У этих живых существ действие естественного отбора будет приводить к появлению схожих (конвергентных) органов — такими, например, являются грудные плавники и форма тела акулы, дельфина и ихтиозавра. Они сформировались у представителей неродственных друг другу групп, которые обитали в сходной среде — толще воды. Кроме того, эти животные вели похожий образ жизни — были активными хищниками, гонявшимися за подвижной добычей.

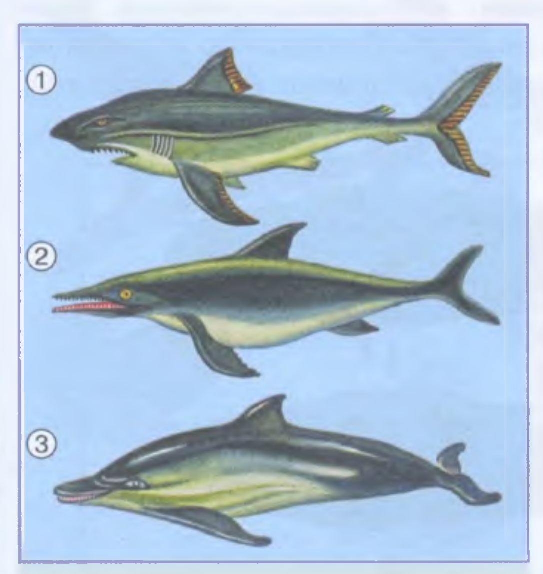


Рис. 55. Конвергентная эволюция: *1* — акула, *2* — ихтиозавр, *3* — дельфин

Итак, следствием конвергентной эволюции является конвергентное сходство организмов, т. е. такое сходство, которое основано не на их родстве, а на близком наборе признаков, сформировавшемся независимо в результате того, что естественный отбор в данном случае работал в одном и том же направлении. Так как конвергентная эволюция весьма широко распространена в живой природе, каждый биолог всегда помнит о том, что сходство организмов совсем не обязательно является признаком их родства (рис. 55).

Понятие о макроэволюции. Говоря об эволюции, мы обычно подразумеваем изме-

нения состава жизненных форм на Земле в течение достаточно длительных промежутков времени, когда старые формы сменили новые. Этот процесс называют **макроэволюцией**. Под макроэволюцией также понимают процесс образования из видов новых родов, из родов — новых семейств и т. п. (в восходящем порядке).

Принципиальных различий между процессами образования новых видов, т. е. микроэволюцией, и процессами формирования более высоких таксономических групп не существует. Результатом макроэволюционных процессов становятся существенные изменения внешнего строения и физиологии организмов — например, такие, как формирование замкнутой системы кровообращения у животных или появление устьиц и эпителиальных клеток у растений. К фундаментальным эволюционным приобретениям такого рода относится образование соцветий или превращение передних конечностей рептилий в крылья и т. п.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ • МИКРОЭВОЛЮЦИЯ • ДИВЕРГЕНЦИЯ • РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ • ВИДООБРАЗОВАНИЕ: ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ • КОНВЕРГЕНЦИЯ



ПОДУМАЙТЕ

Как можно применить знания о микроэволюции в практической деятельности человека? Приведите примеры.

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Что понимают под микроэволюцией? Что является её результатом?
2. Почему изоляцию считают ключевым фактором видообразования?
3. Какое значение имеет репродуктивная изоляция для процессов микроэволюции?
4. Почему гибриды различных видов организмов обычно неспособны к воспроизведению потомства (стерильны)? Приведите примеры известных вам межвидовых гибридов.



Совершенствуемся

1. Используя рисунок 53, охарактеризуйте основные этапы географического видообразования.
2. Изучив основной текст параграфа и познакомившись с дополнительным текстом, сделайте предположение о том, какие ещё формы видообразования могут иметь место в природе. На каких изолирующих механизмах они могут быть основаны?

Это интересно

Достаточно часто палеонтологи находят примерно в одном временном интервале организмы, которые весьма похожи друг на друга, однако при этом совершенно очевидно, что они не являются друг другу родственниками. Так, например, в нижнем кембрии (примерно 540 млн лет назад) появилось много животных, обладающих хитиновым панцирем, членистыми конечностями, фасеточными глазами, т. е. признаками, которые характерны для современных членистоногих. Поначалу учёные обрадовались и сразу же «присвоили» этим существам ранг предков различных современных представителей этого таксона, однако потом, внимательно рассмотрев их, обнаружили, что они мало того что не имеют никакого отношения к современным членистоногим (а просто похожи на них), так ещё и не являются близкими родственниками друг другу.

Получается, что это была конвергентная эволюция.

Каким же образом она произошла? Как мы помним, конвергенция возникает у тех, кто ведёт схожий образ жизни и обитает в среде с похожими условиями. Именно в такой среде появились все эти «псевдочленистоногие» — это были заиленные участки дна на мелководье. И образ жизни они, судя по всему, вели похожий — копались в иле и вылавливали из него мелких животных. Из-за этого у совершенно неродственных друг другу животных сформировался комплекс одних и тех же признаков.

А что же произошло дальше? Почему большинство из этих «псевдочленистоногих» вымерло? Учёные пока что не могут дать однозначный ответ на этот вопрос, однако предполагают, что в какой-то момент численность всех этих «псевдочленистоногих» настолько возросла, что между ними началась весьма жёсткая конкуренция за ресурсы (о том, что это такое, см. § 19) и из неё вышла победителем только одна группа организмов. Эти животные и стали предками современных членистоногих. Возможно, так получилось из-за того, что именно они были наиболее приспособлены к тем условиям, в которых обитали, а может быть, дело решило вмешательство случайного фактора — например, все «псевдочленистоногие» погибли из-за очередного оледенения, которое не дошло до того места, где обитали предки настоящих членистоногих.

Примечательно, что подобные случаи в истории Земли происходили довольно часто — похожая картина наблюдалась и при заселении суши в девонском периоде различными группами растений и животных, и при возникновении покрытосеменных в середине мела и т. д. Получается, что конвергентная эволюция вообще является самым распространённым типом эволюционного процесса на Земле.

Эволюция повернула вспять? В 1893 г. бельгийский палеонтолог *Луи Долло* (1857—1931) на основе анализа большого количества материала, который включал как вымерших животных, так и их ныне живущих потомков, сформулировал *закон о необратимости эволюционных процессов*, говорящий о том, что «организм не может вернуться, даже частично, к прежнему состоянию, уже осуществлённому в ряду его предков». Впоследствии другой учёный, *Отенио Абель* (1875—1946), дал собственную формулировку этого правила, разбив его на два пункта. Первый из них гласил, что «орган, редуцированный в течение исторического развития, никогда не достигает вновь своего прежнего уровня; исчезнувший орган никогда не восстанавливается». Второе положение дополняло первое, сообщая, что «если приспособление к новому образу жизни сопровождается утратой органов, которые имели большое функциональное значение при прежнем образе жизни, то при повторном возвращении к старому образу жизни эти органы никогда не возникают вновь; вместо них создаётся замена иными органами».

Иными словами, если в процессе эволюции живые существа потеряли какой-то признак или он трансформировался во что-то новое (например, лапы динозавров в крылья птиц), то, что бы ни происходило с их потомками, у них этот признак заново в исходном виде никогда не возникнет (т. е. крылья обратно в лапы не превратятся). Происходит это потому, что все новые признаки возникают в результате мутаций генов (или комбинативной изменчивости). Вероятность же появления мутации, которая вернёт признак в первоначальное состояние (её называют *обратной мутацией*), ничтожно мала.

Тем не менее недавно учёные обнаружили, что закон Долло—Абеля не всегда выполняется. В 2003 г. энтомолог *Майкл Уайтинг* доказал, что некоторые насекомые, принадлежащие к отряду палочников (*Phasmatodea*), чьи предки в процессе эволюции потеряли крылья, позднее вновь их приобрели. А в 2011 г. зоолог *Джон Винс* обнаружил, что предки забавной южноамериканской лягушки квакши Гюнтера (*Gastrotheca guentheri*) утратили зубы на нижней челюсти примерно 230 млн лет назад, однако за последние 20 млн лет сумели их восстановить (и у современных квакш они есть). Так что иногда эволюция всё-таки может повернуть вспять.

Проводим исследование

Выполните лабораторную работу №2 «Сравнение анатомического строения растений разных мест обитания» на с. 259.

§ 15 Направления эволюции

Вспомните:

1. Как виды приспосабливаются к условиям среды? Приведите примеры.
2. Что понимают под макроэволюцией?
3. Каковы движущие силы макроэволюции?

Направления макроэволюции. Проблему главных направлений эволюции сформулировал в 20-х гг. XX в. российский биолог, основоположник эволюционной морфологии животных Алексей Николаевич Се́верцов. В дальнейшем его идеи были развиты другими биологами-эволюционистами. Остановимся на двух главных направлениях макроэволюции.

Как вам уже известно из предыдущих разделов учебника, развитие живой природы шло от низших форм к высшим и в основном от простого к сложному, т. е. оно имело прогрессивный характер. **Биологический прогресс** — это успешное эволюционное развитие систематической группы, связанное с увеличением числа входящих в неё видов, подвидов и других таксонов, расширение ареала, повышение численности особей и т. д. Параллельно с этим происходит приспособление видов к конкретным условиям жизни, осуществляется их специализация. Результатом макроэволюционных процессов становятся существенные изменения внешнего строения и физиологии организмов. В настоящее время прогрессивная эволюция характерна для таких групп, как цветковые растения, насекомые, брюхоногие моллюски, костистые рыбы, птицы и плацентарные млекопитающие.



Алексей Николаевич Северцов

В природе, однако, наблюдается и **биологический регресс**. Он характеризуется чертами, противоположными особенностям биологического прогресса, а именно: сужением ареала, уменьшением числа видов, популяций, численности особей. В итоге регресс часто ведёт к вымиранию видов. Например, из многочисленных ветвей древнейших земноводных остались только те, которые привели к образованию современных классов земноводных и пресмыкающихся, в то время как процветавшие некогда *лабиринтодонты* полностью вымерли. В настоящее время регрессивная эволюция характерна для представителей почти всех реликтовых групп

организмов — древовидных папоротников, двоякодышащих рыб, яйцекладущих млекопитающих и др.

Пути достижения биологического прогресса. В процессе макроэволюционных изменений биологический прогресс может быть достигнут группой организмов тремя основными путями.

1. **Ароморфоз** (от греч. *airomorphosis* — поднимаю форму) — крупное, принципиально новое, существенное макроэволюционное изменение, повышающее общий уровень организации группы живых существ, вследствие чего жизнедеятельность организмов усиливается. Ароморфозы дают значительные преимущества в борьбе за существование, делают возможным переход в новую среду обитания.

К ароморфозам у животных можно отнести появление живорождения, способности к поддержанию постоянной температуры тела, возникновение замкнутой системы кровообращения, а у растений — появление цветка, сосудистой системы, способности к поддержанию и регулированию газообмена в листьях.

2. **Идиоадаптация** (от греч. *idios* — своеобразный и лат. *adaptatio* — приспособление) — это прогрессивные, но куда более мелкие, нежели ароморфозы, эволюционные изменения. Они повышают приспособленность организмов к условиям среды обитания. Идиоадаптация (рис. 56) не сопровождается

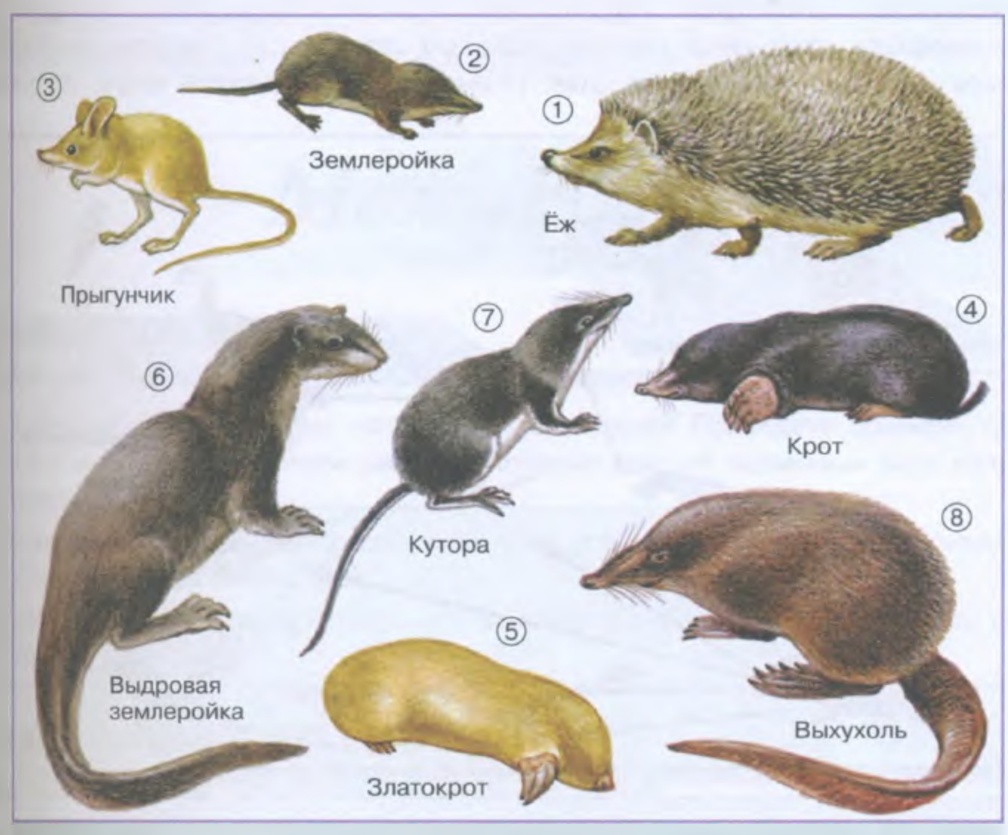


Рис. 56. Идиоадаптации (на примере представителей отряда насекомоядных). Адаптации к наземному образу жизни: *1* — ёж, *2* — землеройка, *3* — прыгунчик. Адаптации к подземному образу жизни: *4* — крот, *5* — златокрот. Адаптации к водному образу жизни: *6* — выдровая землеройка, *7* — кутора, *8* — выхухоль

изменением основных черт организации, общим подъёмом её уровня и повышением интенсивности жизнедеятельности организма.

Примерами идиоадаптаций могут быть защитная окраска животных или приспособления некоторых рыб (камбала, сом) к жизни у дна — уплощение тела, окраска под цвет грунта, развитие усиков и пр. Другой пример — приспособления к полёту у некоторых видов млекопитающих (летучие мыши, летяги).

3. **Дегенерация** (от лат. *degenero* — вырождение) ведёт к упрощению организации, утрате ряда систем и органов и часто связана с переходом к паразитическому образу жизни. Упрощение организации паразита затрагивает прежде всего системы, необходимые для жизни во внешней среде, но лишние внутри хозяина, — органы ориентации, пищеварения, движения и т. п.

При общем упрощении организации у паразитов возникают специфические приспособления (часто весьма изощрённые) к условиям жизни внутри хозяина. У паразитических червей появляются присоски, крючки, получают значительное развитие органы размножения. Таким образом, дегенерация часто соседствует с идиоадаптацией.

Пути эволюции крупных таксономических групп (например, типов и классов) очень сложны. Нередко в их развитии происходит кардинальная смена эволюционных линий (рис. 57).

Ароморфозы случаются гораздо реже по сравнению с идиоадаптациями и отмечают, как правило, новый этап развития органического мира. За каждым

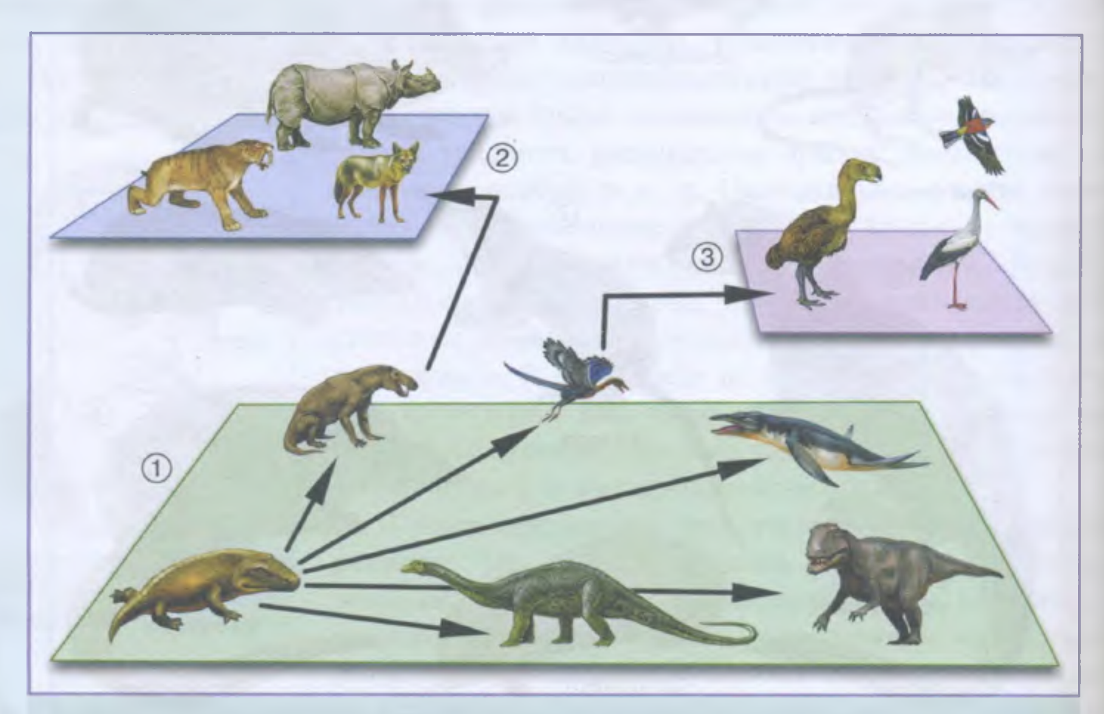


Рис. 57. Чередование ароморфозов и идиоадаптаций в процессе эволюции (по Северцову): *1* — в результате идиоадаптаций от котилозавров произошли различные формы рептилий; *2* — в результате ароморфозов от зверозубых ящеров произошли млекопитающие; *3* — происхождение птиц от протоависа в результате ароморфоза

ароморфозом следует множество идиоадаптаций, которые обеспечивают более полное использование всех ресурсов среды и освоение новых местообитаний. Например, крупными ароморфозами в эволюции позвоночных стало появление внутреннего оплодотворения в процессе выхода на сушу, а также ряд адаптаций, позволяющих зародышу развиваться в яйце, находящемся в наземно-воздушной среде (вспомните особенности размножения земноводных, пресмыкающихся).

Благодаря ряду ароморфозов (вспомните, каких именно) птицы и млекопитающие смогли занять господствующее положение среди наземных животных. Кроме того, успешному развитию этих групп способствовали и идиоадаптации, которые позволили млекопитающим освоить практически все экологические ниши наземно-воздушной, а также почвенной и водной среды.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ: БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОГРЕСС, БИОЛОГИЧЕСКИЙ РЕГРЕСС • АРОМОРФОЗ • ИДИОАДАПТАЦИЯ • ДЕГЕНЕРАЦИЯ



ПОДУМАЙТЕ

1. Какой характер носит естественный отбор при различных направлениях биологического прогресса?
2. Какие ароморфозы привели к появлению эукариотов?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие выделяют главные направления эволюции? Приведите примеры групп организмов, эволюционное развитие которых идёт по названным вами направлениям.
2. Каковы основные пути достижения биологического прогресса? Приведите соответствующие примеры.
3. Можно ли паразитизм отнести к биологическому регрессу? Обоснуйте свой ответ.

Совершенствуемся



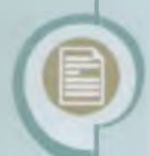
1. Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающую направления эволюции.
2. Объясните, что общего и в чём состоит различие между макро- и микроэволюцией.

3. Подготовьте сообщения и/или мультимедийные презентации о доказательствах эволюции. Для работы используйте: http://www.megabook.ru http://evolution2.narod.ru
4. Почему животные вышли на сушу после растений? Аргументируйте свой ответ.



Обсуждаем

Обсудите с одноклассниками вопрос о том, какие направления биологического прогресса сопровождали эволюцию человека вплоть до появления человека разумного.



Это интересно

Олигомеризация. Ещё одним из направлений макроэволюции является *олигомеризация гомологичных структур*. Под этим термином следует понимать уменьшение числа имеющих общее происхождение органов или клеточных органоидов в процессе эволюции живых существ. Этот процесс был подробно описан отечественным зоологом и эволюционистом *Валентином Александровичем Догелем* в 30-х гг. прошлого столетия.

Согласно гипотезе Догеля, любые новые органы обычно возникают в процессе эволюции во множественном числе. При этом они слабо развиты, однородны и часто располагаются хаотически. Хорошим примером могут служить парные плавники многих групп ископаемых рыб — они весьма просто устроены и их куда больше, чем у современных представителей этой группы (а расположены они практически по всей брюшной стороне тела). Далее по мере развития этих органов и их дифференцировке происходит их олигомеризация: они приобретают определённую локализацию, а число их всё более уменьшается и становится постоянным для данной группы животных. Если возвратиться к рыбам, то мы увидим, что современные представители этой группы обладают стандартным набором плавников, которые устроены куда более сложно, чем гомологичные органы предковых форм, и место их локализации в организме тоже постоянно.

Исходя из этого, достаточно легко определить, кто из представителей любой группы живых существ является более примитивным, — у него будет куда больше одинаковых просто устроенных органов. А вот для продвинутых представителей характерны такие черты, как небольшое количество гомологичных органов и их более сложное устройство.

Принципы классификации. Систематика

§16

Вспомните:

1. Какие систематические таксоны вы знаете?
2. Как таксоны соподчинены друг другу?
3. Почему названия видов состоят из двух слов?

Многообразие организмов как результат эволюции. Люди давно обратили внимание на различия между окружавшими их живыми существами. Используя эти наблюдения, они пытались построить хоть какую-то систему живой природы. В древние времена при классификации организмов использовались не биологические принципы, основанные на возможности проследить естественные связи между организмами, а совершенно другие подходы. Животных, например, делили на полезных, вредных и безразличных для человека, а растения — на дающих плоды, волокно или древесину.

Принципы современной классификации. Решающий вклад в создание современной системы классификации живых организмов внёс Карл Линней. Принципы этой классификации действуют и ныне.

В любом видовом названии присутствует имя рода как основной единицы классификации. Род объединяет наиболее близкие виды организмов, например кошки, лошади, дубы и др. Первоначально для видового названия к имени рода прибавлялись фразы, состоящие из множества слов. Этими словами описывались характерные видовые признаки. Например, дуб красный назывался «дуб с листьями, имеющими глубокие прорези, оканчивающиеся волосоподобными зубчиками». Позднее, после работ Линнея, укоренилось двойное, или **биноминальное**, название видов — эту систему впервые предложил немецкий ботаник *Августус Бахман* в 1690 г., однако именно Линней сделал её общеупотребительной. Первое слово представляет собой название рода, например «Собака» (*Canis*), второе — вида, например «Собака волчья» (*Canis lupus*), «Дуб красный» (*Quercus rubra*) и т. д. Такая система названий существует около 200 лет.



Карл Линней

Современная система классификации учитывает признаки родства видов как с ныне живущими, так и с

вымершими. Каждая таксономическая категория соответствует группе организмов, будь то растения, животные или микроорганизмы, которые имеют общего предка. Такая система классификации отражает естественную общность организмов и поэтому называется *естественной*. Естественные классификации полезны, так как позволяют предсказывать наличие тех или иных свойств в зависимости от положения организма в системе живой природы.

Взаимоотношения между основными группами современных организмов, сложившиеся в процессе эволюции, представляют собой подобие ветвей могучего дерева. Родословное древо в целом и его ветвление отчётливо выявляют общий характер макроэволюции: усложнение общей организации живых существ, дивергентный и приспособительный ход эволюции.

Систематика. В настоящее время организмы классифицируют, используя систематические категории, такие, как *тип* (*отдел* для растений, грибов и прокариотов), *класс*, *отряд* (*порядок* для растений, грибов и прокариотов), *семейство*, *род*, *вид*.

Каждая из категорий отражает сходство всё более и более общих характеристик организмов. В класс млекопитающих, например, входят все позвоночные животные, имеющие молочные железы для вскармливания детёнышей. К отряду хищных относят зверей, питающихся преимущественно животной пищей и имеющих для этого специальные приспособления (клыки, когти и др.). По внешнему виду и образу жизни хищные распадаются на семейства: собачьи, медвежьи, куньи и др. Сходные группы внутри семейства формируют роды, которые состоят из отдельных видов (рис. 58).

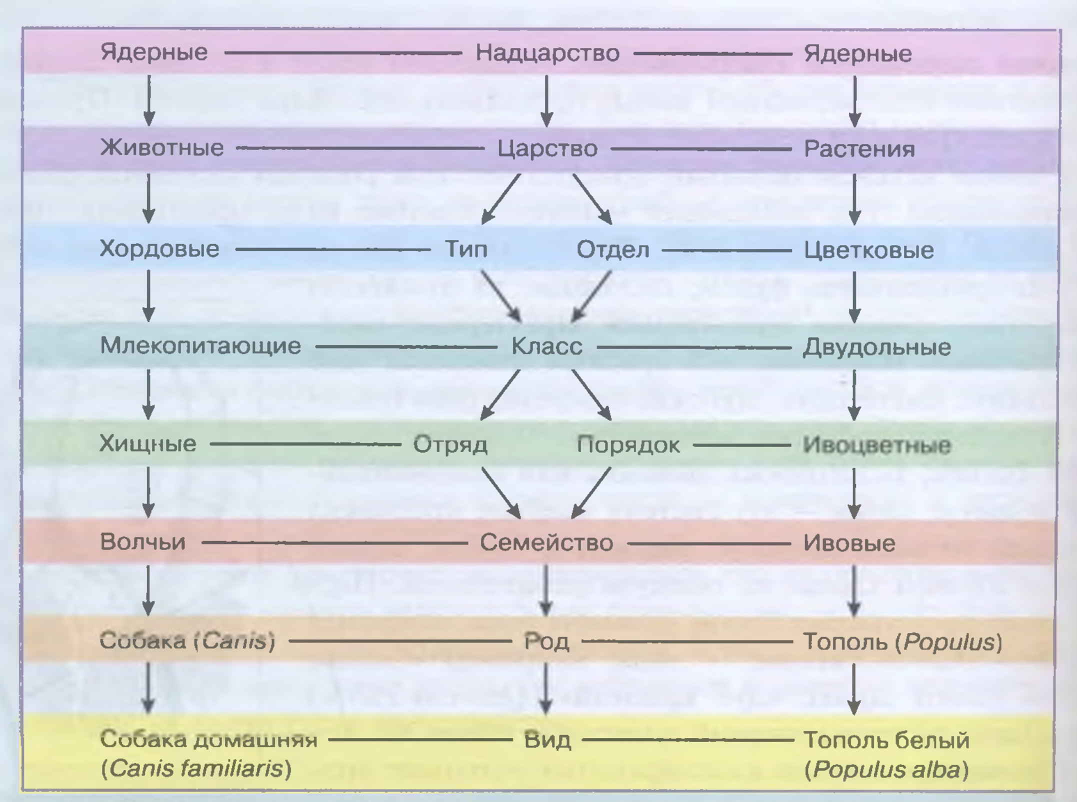


Рис. 58. Пример классификации

Сколько видов на Земле. Со времён Карла Линнея в мире было описано 1,5 млн видов. В действительности же далеко не все из живущих на Земле видов описаны и систематизированы. Для такого вывода имеется несколько веских аргументов.

Около 1 млн видов, т. е. две трети от общего числа, обитают в зоне умеренного климата. Опыт показывает, что при более детальном изучении многих групп организмов удаётся обнаружить много новых видов. Поэтому можно считать, что их реальное число в полтора раза больше того, что уже открыто. Другими словами, потенциально в зоне умеренного климата обитает не 1 млн, а 1,5 млн видов. Известно также, что в тропических областях видовое разнообразие по крайней мере в два раза выше, чем в умеренных. Это означает, что не менее 3 млн видов живут в тропиках, но многие из них до сих пор не открыты и не описаны. Таким образом, в действительности Землю населяет в три раза больше видов, чем зарегистрировано на сегодняшний день: их никак не меньше 4—5 млн.

К сожалению, в наше время виды исчезают быстрее, нежели их успевают обнаружить и описать. Это происходит в результате разрушения мест обитания, особенно в тропиках, где из-за высокого обилия виды узкоспециализированны, т. е. приспособлены к жизни при строго определённых условиях внешней среды. Незначительные изменения хотя бы одного из этих условий (температуры, влажности, освещённости), связанные, например, с вырубкой деревьев, строительством дорог, могут привести к полному исчезновению тех или иных видов растений и животных.

Потеря любого вида является невосполнимой утратой для биосферы. Каждый из них неповторим и вносит свой уникальный вклад в формирование условий на Земле, которые, в свою очередь, влияют и на наше собственное существование как биологического вида.

СИСТЕМАТИКА • БИНОМИНАЛЬНОЕ НАЗВАНИЕ

ПОДУМАЙТЕ

Является ли современная система классификации организмов неизменной? Почему?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. Каковы принципы современной классификации?
2. На основе чего выделяют систематические категории?
3. Обитают ли в природе виды, о существовании которых человек никогда не узнает? Почему?



Совершенствуемся

1. Выполните в тетради задания:

К какому классу и семейству относят ландыш майский?
1) класс Однодольные, семейство Злаки
2) класс Однодольные, семейство Лилейные
3) класс Двудольные, семейство Сложноцветные
4) класс Двудольные, семейство Паслёновые

Систематика объединяет организмы в группы на основе
1) общности их местообитания
2) их практического значения
3) родства между ними
4) существующих между ними пищевых связей

2. Установите соответствие между признаком животного и классом, к которому его относят.

ПРИЗНАК ЖИВОТНОГО

А) кожа тонкая, слизистая
Б) дышит при помощи лёгких и влажной кожи
В) кожа сухая, органы дыхания — лёгкие
Г) сердце трёхкамерное с неполной перегородкой в желудочке
Д) сердце трёхкамерное без перегородки в желудочке
Е) размножается в воде

КЛАСС

1) Земноводные
2) Пресмыкающиеся

Это интересно



Система живой природы Линнея. Решающий вклад в создание системы природы внёс в XVIII в. выдающийся шведский естествоиспытатель Карл Линней. Он разделил каждое из царств (к царствам он относил растения, животных и минералы) на соподчинённые группы: классы, отряды, роды и виды.

За единицу классификации был принят вид, который рассматривался как совокупность особей, сходных по анатомическому строению. Растения были разделены на 24 класса и 116 порядков на основе анализа строения органов размножения. Порядки включали в себя семейства, семейства — роды, а роды соответственно состояли из видов, которые, в свою очередь, подразделялись на подвиды.

Животных учёный разделил на 6 классов (млекопитающие, птицы, амфибии, рыбы, черви и насекомые). Человека Линней классифицировал как представителя отряда приматов (*Primates*) в составе класса млекопитающих (*Mammalia*). Следует заметить, что отнесение человека к миру животных и помещение его в один отряд с обезьянами потребовали от Линнея большой гражданской смелости, так как это отвергало представление о человеке как об обособленном от остальных живых существ объекте живой природы.

Линней установил принцип соподчинённости систематических категорий, считая, что соседние категории связаны не только сходством, но и родством: чем дальше расположены категории друг от друга, тем меньше степень их родства. Однако это правило он соблюдал далеко не всегда — так, в класс червей им были отнесены такие неродственные друг другу группы, как моллюски, иглокожие и даже круглоротые. А к насекомым он отнёс паукообразных и многоножек, которые не являются их близкими родственниками.

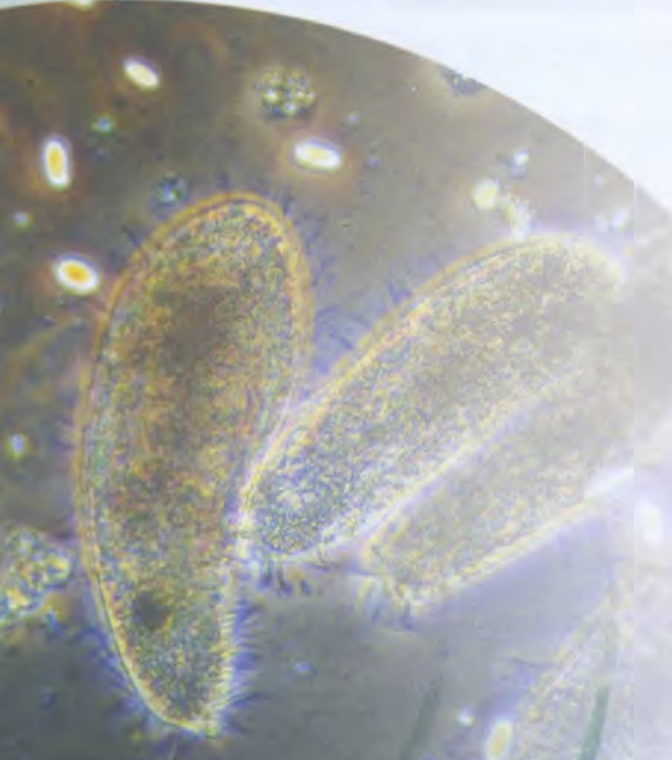
КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ 2

Популяция — это основная элементарная структура на популяционно-видовом уровне, а элементарное явление на этом уровне — изменение генотипического состава популяции.

Первые научные концепции об эволюции содержались в работах Жана Батиста Ламарка (XIX в.). Полностью научное объяснение эволюционных процессов впервые дал Чарлз Дарвин, который открыл движущую силу эволюции — естественный отбор. Позже появилась синтетическая теория эволюции (СТЭ), которая явилась синтезом классической теории естественного отбора и современной генетики.

В синтетической теории эволюции выделены элементарные факторы, действующие на популяционно-видовом уровне: мутационный процесс, популяционные волны, изоляция и естественный отбор. Каждый из этих факторов может оказать то или иное «давление», т. е. степень количественного воздействия, на популяцию и в зависимости от этого вызывать изменения в генотипическом составе популяции.

Естественный отбор уничтожает менее приспособленные генотипы. Следствием этого является увеличение популяционной адаптации к условиям среды. Иногда проявления естественного отбора направлены на то, чтобы поддерживать уже существующие фенотипы. Это стабилизирующий отбор, который обычен там, где условия жизни остаются постоянными в течение длительного периода. Движущий отбор, напротив, способствует изменениям фенотипов. Его действие может проявляться очень быстро в ответ на неожиданные изменения внешних условий.



Установлено множество изолирующих механизмов, которые могут приводить к ограничениям генного обмена. Благодаря им происходит появление новых видов.

Учёные выделяют следующие характерные направления эволюционных изменений: биологический прогресс и биологический регресс. Основные пути достижения биологического прогресса: ароморфоз, идиоадаптация и дегенерация. Решающий вклад в создание современной системы классификации живых организмов внёс Карл Линней. В основе её лежит биноминальное название видов. Современная система классификации учитывает признаки родства современных видов как с ныне живущими, так и с вымершими. Такая система классификации называется естественной.

ГЛАВА 3
ЭКОСИСТЕМНЫЙ УРОВЕНЬ



Каждая популяция играет в природе отведённую ей роль, составляя вместе с другими популяциями некое природное единство, развивающееся по своим законам, образуя целостные системы ещё более высокого уровня организации — биотические сообщества, экосистемы. На экосистемном уровне изучаются взаимоотношения организма и среды, условия, определяющие продуктивность экосистем, их устойчивость, а также влияние на эти сообщества деятельности человека.

ВЫ УЗНАЕТЕ:

- в чём заключается значение факторов среды для живых существ;
- о различных типах взаимодействий организмов;
- о составе и основных свойствах экосистемы;
- о потоках энергии и круговороте веществ, обеспечивающих функционирование экологических систем и о роли в этих процессах живых организмов;
- о закономерностях продуцирования биологического вещества;
- о направлениях и темпах изменений природных экосистем;
- о влиянии деятельности человека на экосистемы.

ВЫ НАУЧИТЕСЬ:

- объяснять взаимосвязь организмов и окружающей среды, влияние экологических факторов на организмы, причины устойчивости и смены экосистем, необходимость сохранения видового разнообразия в экосистемах;
- составлять схемы переноса веществ и энергии в экосистемах (цепи и сети питания);
- сравнивать природные и искусственные экосистемы своей местности, устанавливать их сходство и различия;
- выявлять экологические проблемы антропогенного характера в экосистемах своего региона и оценивать пути их решения.

§17

Экосистемный уровень: общая характеристика. Среда обитания организмов. Экологические факторы

Вспомните:

1. Какие среды жизни вам известны?
2. Какие экологические факторы вы знаете?

Среды обитания организмов. Средой обитания называют всё то, что окружает живое существо в природе. На нашей планете живые организмы освоили четыре основные среды обитания. Это водная, наземно-воздушная, почвенная среда и, наконец, среда, образуемая самими живыми организмами. Каждая из них имеет свои специфические условия жизни.

Водная среда была первой, в которой возникла и распространилась жизнь. В последующем живые организмы освоили наземно-воздушную среду, а также создали и заселили почву. Четвёртой специфической средой жизни являются сами живые организмы, каждый из которых представляет собой целый мир для населяющих его различных сожителей.

Вода как среда обитания (рис. 59) имеет ряд специфических свойств – таких, как большая плотность, сильные перепады давления по мере увеличе-

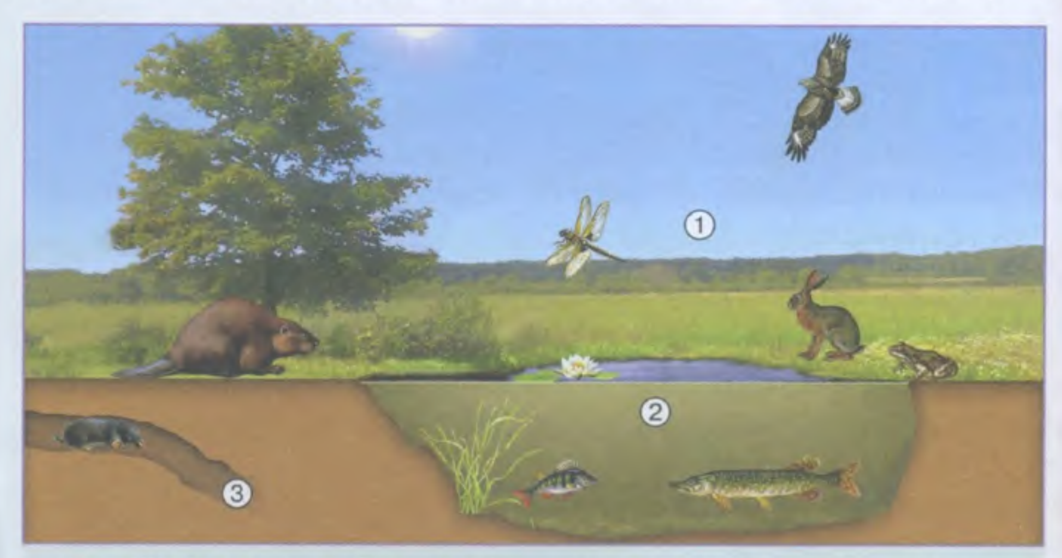


Рис. 59. Три среды обитания: *1* — наземно-воздушная; *2* — водная; *3* — почвенная

ния глубины, относительно малое содержание кислорода, сильное поглощение солнечных лучей (которое, как вы помните из курса физики, обеспечивает не сама вода, являющаяся в норме прозрачной жидкостью, а содержащиеся в ней примеси) и т. п. Обитателей водной среды обычно называют гидробионтами.

В связи с высокой плотностью водной среды многие её обитатели (как растения, так и животные) всю свою жизнь проводят в плавучем состоянии. Взвешенные, парящие в воде организмы объединяют в особую экологическую группу гидробионтов — *планктон*. Для представителей этой группы характерны сферическая или каплевидная форма тела, наличие многочисленных выростов, увеличивающих поверхность, а также присутствие в клетках организма различных веществ, повышающих плавучесть.

Животные, приспособившиеся к активному передвижению в водной среде (рыбы, дельфины и др.), наоборот, имеют характерную обтекаемую форму тела, конечности в виде плавников, особое строение внешних покровов и наличие специальной смазки — слизи, снижающей трение о воду. Эту экологическую группу гидробионтов называют *нектоном*. И наконец, обитателей дна относят к специальной группе под названием *бентос*.

Впрочем, иногда такое подразделение является весьма условным — так, например, медуза большую часть жизни пассивно парит в воде, подобно планктонным организмам, однако во время охоты она активно передвигается, т. е. так, как это делает нектон. Так что её нельзя однозначно отнести ни к одной из групп гидробионтов, обитающих в толще воды (вспомните примеры животных, занимающих промежуточное положение между группами нектона и бентоса).

Вода обладает исключительно высокой теплоёмкостью, т. е. способностью накапливать и удерживать тепловую энергию. Поэтому, в отличие от суши, в ней не происходит резких колебаний температуры (кроме приповерхностного слоя, где температура воды практически не отличается от температуры воздуха). К этому приспособились жители водной среды. Например, в полярных морях вода может быть очень холодной — её температура близка к температуре точки замерзания. Но благодаря постоянству этой температуры у гидробионтов полярных морей появились приспособления, позволяющие им жить даже в таких суровых условиях.

Для жителей водной среды весьма важен солевой состав воды — от этого зависит обмен веществ гидробионтов. Концентрация солей в воде может быть разной. Вода считается пресной, если в ней содержится менее 0,5 грамма на литр растворённых солей. Солёность морской воды может быть различной, но в среднем для этой воды характерно содержание 35 г солей в одном литре.

Наземно-воздушная среда (рис. 59) в целом более сложна и разнообразна, чем водная. В ней по сравнению с водной средой значительно больше кислорода и света. Также для неё характерны более резкие изменения температуры, но значительно более слабые перепады давления при движении по вертикали. Кроме того, на суше часто возникает дефицит влаги.

Для живущих в этой среде организмов наиболее важными факторами являются состав и свойства окружающих их воздушных масс. Плотность воздуха гораздо ниже плотности воды, поэтому у наземных растений хорошо развиты

механические ткани, а у наземных животных сильнее, чем у водных, выражен внутренний или наружный скелет. Эти приспособления необходимы обитателям наземно-воздушной среды для того, чтобы выдерживать собственный вес и давление атмосферы.

Поскольку низкая плотность воздуха облегчает передвижение в нём, то способы движения обитателей суши весьма разнообразны: это бег, прыжки, ползание, полёт и др. Активный и пассивный полёт освоили около двух третей жителей суши: это большинство насекомых, птиц и некоторые млекопитающие (например, летучие мыши), а также амфибии и рептилии. Многие мелкие насекомые и пауки, а также микроорганизмы, плоды, семена и споры растений могут пассивно переноситься воздушными потоками.

Поскольку воздух является худшим проводником тепла, чем вода, то обитателям суши куда легче удерживать тепло в своём организме. Особенно это актуально для теплокровных животных — данное свойство наземно-воздушной среды даёт им возможность сохранения тепла, вырабатываемого внутри организмов, что способствует поддержанию постоянной температуры тела.

Кстати, несмотря на то что впервые теплокровность возникла у некоторых костистых рыб (таков, например, краснопёрый опах, *Lampris guttatus*), которые были вынуждены перемещаться по вертикали на большие расстояния (это был способ сохранить двигательную активность и при низких температурах), именно у сухопутных животных данный ароморфоз развился в наибольшей степени. Этому способствовала температурная нестабильность наземно-воздушной среды, о которой рассказывалось выше. Однако при вторичном переходе в водную среду, как это случилось с некоторыми современными водными млекопитающими — китами, дельфинами, моржами, тюленями, — теплокровность никуда не исчезла. Благодаря ей эти животные могут нырять на большие глубины без риска для здоровья и жизни.

У обитателей наземно-воздушной среды имеются весьма разнообразные приспособления, связанные с обеспечением своего организма водой. Особенно эти адаптации развиты у тех, кто обитает в засушливых условиях. Живущие там растения обладают мощной корневой системой, водонепроницаемым покровным слоем на поверхности листьев и стеблей, а также способностью к регуляции испарения воды через устьица. Животные засушливых мест также имеют различные особенности строения тела и покровов, но, кроме того, поддержанию водного баланса способствует и соответствующее поведение. Они могут, например, совершать миграции к водопоям или активно избегать особо иссушающих условий. Некоторые животные могут жить всю жизнь вообще на сухом корме, как, например, всем известная платяная моль. В этом случае вода, необходимая организму, возникает за счёт окисления составных частей пищи (прежде всего жиров).

В жизни наземных организмов большую роль играют и многие другие факторы, например: процентное соотношение разных газов в составе воздуха, ветры, рельеф земной поверхности. Обитатели наземно-воздушной среды должны быть приспособлены к климату той местности, где они живут, и переносить изменчивость погодных условий.

Почва как среда обитания представляет собой наружный слой горных пород, изменённый под влиянием воды, воздуха и деятельности различных организмов (см. рис. 59). Почва является важным и очень сложным компонентом биосферы, тесно связанным с другими её частями. Условия жизни в почве во многом определяются климатическими факторами региона.

Жизнь почвы необычайно богата. Одни организмы проводят в почве всю свою жизнь, другие только её часть. В верхних слоях почвы, помимо бактерий, весьма распространены грибы, простейшие, черви, членистоногие и даже крупные животные, вроде кротов или сурикат. Все они прокладывают там ходы и строят свои убежища, способствуя тем самым перемешиванию почвенных слоёв и насыщению их влагой и атмосферным воздухом.

Почва играет огромную роль в жизни большинства растений. На значительной глубине в почве практически отсутствует кислород, поэтому там могут обитать лишь анаэробные бактерии.

Тела многих организмов могут служить средой обитания для других организмов — паразитов и симбионтов (рис. 60). Условия жизни внутри другого организма отличаются куда большим постоянством. В связи с этим многие паразиты, живущие в теле хозяина, часто полностью утрачивают органы и даже системы, необходимые свободноживущим видам. Так, у тех, кто живёт внутри других организмов, часто не развиты органы движения или пищеварительная система, но появляются приспособления для удержания себя в теле хозяина и эффективного размножения.



Рис. 60. Паразиты и симбионты: одна и та же бактерия, кишечная палочка (*Escherichia coli*), обитающая в кишечнике человека, может быть как паразитом (*1*), так и мутуалистическим симбионтом (*2*). Обычно кишечная палочка становится паразитом, когда иммунная система человека ослаблена

Условия среды оказывают определённое влияние, как положительное, так и отрицательное, на существование и географическое распространение живых существ. В связи с этим условия среды рассматривают как **экологические факторы**.

Экологические факторы. Экологические факторы весьма многообразны как по своей природе, так и по воздействию на живые организмы. Условно все факторы среды подразделяются на три основные группы — **абиотические, биотические** и **антропогенные**.

Абиотические факторы — это факторы неживой природы. Среди них выделяют прежде всего климатические (солнечный свет, температура, влажность) и территориальные (рельеф, свойства почвы, солёность, течения, ветер, уровень радиации). Эти факторы могут влиять на организмы прямо, т. е. непосредственно, как это делают свет или тепло, либо косвенно, как, например, влияет на живых существ рельеф: он обусловливает действие прямых факторов (освещённости, увлажнения, ветра и др.).

Биотические факторы представляют собой всевозможные формы влияния живых организмов друг на друга (например, опыление насекомыми растений, конкуренция, поедание одних организмов другими, паразитизм) и на среду. Биотические взаимоотношения имеют чрезвычайно сложный и своеобразный характер и также могут быть прямыми и косвенными.

Антропогенные факторы — это все те формы деятельности человека, которые воздействуют на естественную природную среду, изменяя условия обитания живых организмов, или же непосредственно влияют на отдельные виды растений и животных.

В свою очередь, любые организмы сами могут оказывать влияние на условия своего существования. Например, наличие растительного покрова смягчает суточные колебания температуры вблизи поверхности земли (под пологом леса или травы), влияет на структуру и химический состав почв.

Все имеющиеся в природе экологические факторы воздействуют на жизнь организмов по-разному и имеют различную степень важности для особей разных видов.

Толерантность. Мы уже отметили, что у организмов, живущих в определённой среде, вырабатываются специфические приспособления именно к её условиям. Однако разные живые существа обладают различной **толерантностью** (от лат. *tolerantia* — терпение) — способностью выдерживать изменения условий окружающей среды (например, колебания температуры, влажности, света). Это очень важное свойство живых организмов позволяет им приспосабливаться к изменяющемуся воздействию любых экологических факторов.

Любой экологический фактор имеет определённые пределы влияния на живые организмы. Нормальная жизнедеятельность каждого живого существа (в том числе и самовоспроизведение) возможна лишь при уникальном сочетании условий внешней среды. В то же время для каждого отдельно взятого экологического фактора условно можно выделить три зоны интенсивности действия (рис. 61).

Зона нормальной жизнедеятельности (*биологический оптимум*) наиболее благоприятна для жизни, размножения и расселения данного организма. Зона угнетения характеризуется тем, что сочетание экологических факторов неблагоприятно воздействует на жизнедеятельность организма (в том числе и на



Рис. 61. Зоны интенсивности воздействия экологического фактора

способность к размножению), но он ещё способен обитать в этих условиях. Зона гибели характеризует условия среды, при которых организм данного вида жить не может.

Диапазоны толерантности разных видов по определённому экологическому фактору могут сильно различаться. Схематично такой диапазон можно изобразить на графике в виде ***кривых толерантности***. Положение вершины кривой указывает оптимальные (наилучшие) условия по этому фактору для особей данного вида.

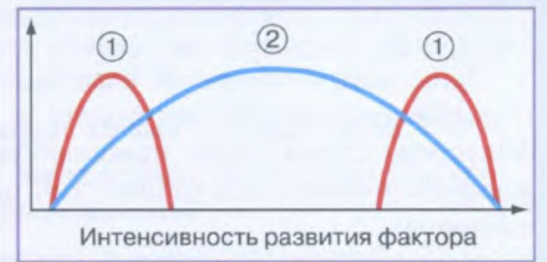


Рис. 62. Кривые толерантности: с узким (*а*) и широким (*б*) диапазоном толерантности

Для особей некоторых видов характерны кривые с очень острыми пиками. Это означает, что диапазон условий, при которых они могут нормально существовать, очень узок. Пологие кривые соответствуют широкому диапазону толерантности (рис. 62).

Организмы с широкими границами устойчивости, конечно же, имеют шансы на более широкое распространение. Однако широкие границы по одному фактору вовсе не означают таких же широких границ по всем остальным. Например, многие земноводные могут выдерживать значительные колебания температуры, но не переносят даже кратковременного высыхания кожи.

Лимитирующие факторы. Взаимоотношение организмов с факторами окружающей среды описывает ***закон минимума***, сформулированный немецким химиком *Юстусом Либихом*.

Закон минимума: наиболее значим для организма тот фактор, который больше всего отклоняется от оптимального его значения в сторону минимального.

То есть если в почве, например, достаточно азота, фосфора и других минеральных веществ, но не хватает калия, растение будет развиваться только до тех пор, пока не усвоит весь калий.

Также известно, что избыток какого-либо экологического фактора может быть так же вреден, как и его недостаток, т. е. всё хорошо в меру. Эту закономерность описывает правило толерантности, сформулированное американским зоологом *Виктором Шелфордом*.

Правило толерантности: существование вида определяется лимитирующими факторами, находящимися не только в минимуме, но и в максимуме.

Итак, **лимитирующими** называют факторы, сдерживающие развитие организмов из-за их недостатка или избытка по сравнению с потребностями. Такими факторами могут быть недостаточная или избыточная влажность для растений, температурный диапазон для животных и т. п.

Адаптация организмов. Ни один организм не может игнорировать воздействие факторов окружающей среды, в которой он существует. Каждому живому существу приходится так или иначе приспосабливаться к этому воздействию, т. е. адаптироваться к нему.

Адаптация — это процесс и результат приспособления организмов к условиям окружающей среды.

Чаще всего, говоря об адаптациях, имеют в виду приспособления строения и жизнедеятельности организма к воздействию тех или иных экологических факторов. Среди таких приспособлений наиболее наглядными можно считать морфологические адаптации, т. е. особенности внешнего строения растений и животных.

Многократное воздействие циклических изменений привело к возникновению ряда особенностей образа жизни, которые сами по себе также являются циклическими. Таковы, например, *диапауза* (состояние физиологического покоя) насекомых, ежегодное сбрасывание листвы листопадными деревьями, приливно-отливный ритм перемещения животных, обитающих в зоне прилива (например, крабов), сезонный цикл изменения густоты меха у млекопитающих.

Широко распространённым приспособлением к смене сезонов у многих животных являются *миграции*. Это могут быть перемещения в новые места обитания или массовые переселения в иные климатические области (наподобие ежегодных перелётов птиц, миграций северных оленей и т. п.).

Особым приспособлением к неблагоприятным условиям является *анабиоз*. Он представляет собой такое состояние организма, при котором все жизненные процессы сильно замедляются, и наблюдателю со стороны может показаться, что у впавшего в анабиоз существа полностью отсутствуют видимые признаки жизни. Такое состояние характерно для спор, сухих семян растений, а также

одноклеточных организмов, некоторых червей, членистоногих, земноводных и млекопитающих. В состоянии анабиоза организмы могут переносить крайне неблагоприятные условия, например глубокое промерзание водоёмов или почвы.

СРЕДА ОБИТАНИЯ • ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ: АБИОТИЧЕСКИЕ, БИОТИЧЕСКИЕ, АНТРОПОГЕННЫЕ, ЛИМИТИРУЮЩИЕ • ТОЛЕРАНТНОСТЬ • АДАПТАЦИЯ



ПОДУМАЙТЕ

Приведите примеры адаптации (приспособленности) у животных и растений, живущих в сходных условиях.

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие среды обитания организмов вам известны? Докажите, что среда обитания оказывает влияние на строение и жизнедеятельность организма.
2. Что такое экологические факторы? Какие группы экологических факторов вам известны?
3. Что такое толерантность? Что характеризует кривая толерантности?
4. В чём суть закона минимума и к каким последствиям может привести пренебрежение его требованиями в сельском хозяйстве?
5. Что такое адаптация? Какую роль она играет в жизни организма?

Совершенствуемся



Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающую взаимосвязь экологических факторов.

Проводим исследование



Выполните лабораторную работу № 3 «Методы измерения факторов среды обитания» (учебно-исследовательский проект) на с. 262.

§ 18 Экологические сообщества

Вспомните:

1. Какие экологические сообщества вам известны?
2. Что объединяет различные организмы, жизнь которых проходит на одной территории?
3. Какие факторы неживой природы влияют на растительный и животный мир сообщества?

Биотическое сообщество, или биоценоз. Биологическое сообщество представляет собой специфически взаимодействующий, единый и относительно устойчивый комплекс живых организмов. Такой комплекс учёные называют **биоценозом** (от греч. *bios* — жизнь и *koinos* — общее).

Биоценоз — это исторически сложившаяся совокупность популяций разных видов (растений, животных, грибов, микроорганизмов) на определённой территории, а также полный набор условий, необходимых для их существования.

Иногда в биоценозах условно выделяют *фитоценоз* (совокупность растений) и *зооценоз* (совокупность животных). Такие структурные единицы биоценоза называют *консорциями*.

Входящие в такое сообщество виды снабжают друг друга всем необходимым для жизни — пищей, убежищем и др. Взаимодействие видов друг с другом обеспечивает эффективное использование ресурсов сообщества, препятствует бесконтрольному росту численности тех или иных организмов, т. е. играет роль регулятора, поддерживающего устойчивое функционирование сложных природных систем.

В то же время для биоценозов характерна определённая динамика, приводящая временами к смене одних входящих в сообщество видов другими. Да и сами сообщества могут сменять друг друга. Наиболее важными количественными показателями биоценозов являются *биоразнообразие* (совокупное количество видов в биоценозе) и *биомасса* (совокупная масса всех видов живых организмов данного биоценоза).

Экосистема. Биоценоз не может существовать изолированно от окружающей среды, поскольку взаимоотношения составляющих его популяций осуществля-

ются посредством взаимодействия с компонентами неживой природы. Поэтому благополучие элементов живой составляющей биоценоза целиком и полностью зависит от этих компонентов, или, как говорят учёные, от характеристик **биотопа** (от греч. *bios* — жизнь и *topos* — место).

Биотоп — это относительно однородное по условиям окружающей среды пространство в пределах водной, наземной и подземной частей биосферы, занятое одним биоценозом.

Биотоп вместе с биоценозом образуют экологическую систему, или **экосистему** (от греч. *oikos* — дом (жилище) и *systema* — объединение). Примером экосистемы может служить пруд, включающий сообщество гидробионтов (организмов, жизнь которых протекает в воде), физические свойства и химический состав воды, особенности рельефа дна, состав и структуру грунта, взаимодействующий с поверхностью воды атмосферный воздух, солнечную радиацию.

Экосистема — это система, состоящая из сообщества живых организмов и их среды обитания, объединённые друг с другом в единый комплекс посредством обмена веществом и энергией.

Экосистемы характеризуются устойчивостью во времени и пространстве, а также достаточно чёткими естественными границами. Например, такая экологическая система, весьма обычная в средней полосе России, как лиственный лес, отличается определённым составом лесной подстилки, характерной для этого типа лесов почвой и устойчивым растительным сообществом. В результате в данной экосистеме формируются показатели микроклимата — температура, влажность, освещённость и др., которые и определяют границы сообщества. Другим немаловажным аспектом, позволяющим определить границы экосистем, является трофическая структура сообщества и соотношение производителей биомассы, её потребителей и разрушающих биомассу организмов, а также показатели продуктивности и интенсивности обмена веществом и энергией между организмами и с внешней средой (подробнее об этом вы узнаете, прочитав § 21—22).

Классификация экосистем. При классификации наземных экосистем обычно используют признаки растительных сообществ (составляющих основу экосистем) и климатические (зональные) характеристики. По сочетанию этих признаков выделяются определённые типы экосистем, например тундра (***зональная характеристика***) лишайниковая (***признак растительного сообщества***), тундра моховая, лес дождевой (тропический), болото сфагновое и др.

Часто в основу классификации природных экосистем положены характерные экологические признаки местообитаний. Так, выделяют сообщества морских побережий или шельфа, озёр или прудов, пойменные или суходольные луга, каменистые или песчаные пустыни, горные леса, эстуарии (устья больших рек) и др.

Экосистема очень широкое понятие, применимое как к естественным (тундра, океан), так и к искусственным (аквариум) комплексам. Поэтому для обозначения элементарной природной экосистемы экологи часто используют термин «биогеоценоз» (от греч. *bios* — жизнь, *ge* — планета Земля, *koinos* — общее). Такое сообщество является составной частью любого природного ландшафта (рис. 63). Граница биогеоценоза устанавливается, как правило, по границе входящего в него растительного сообщества (фитоценоза).

Биогеоценоз — это исторически сложившаяся совокупность живых организмов (биоценоз) и абиотической среды вместе с занимаемым ими участком земной поверхности (биотоп). Для каждого биогеоценоза характерен свой тип круговорота веществ и энергии.

Таким образом, понятия «экосистема» и «биогеоценоз» являются сходными, но не тождественными. Любой участок суши или водоёма, небольшую лужу и всю биосферу в целом можно рассматривать как экосистему, но её нельзя при этом назвать биогеоценозом. Проще говоря, каждый биогеоценоз можно назвать экосистемой, но не каждая экосистема является биогеоценозом. Биогеоценоз невозможен без основного звена — фитоценоза, а экосистема может быть и без растительного сообщества. Например, разлагающийся труп живот-

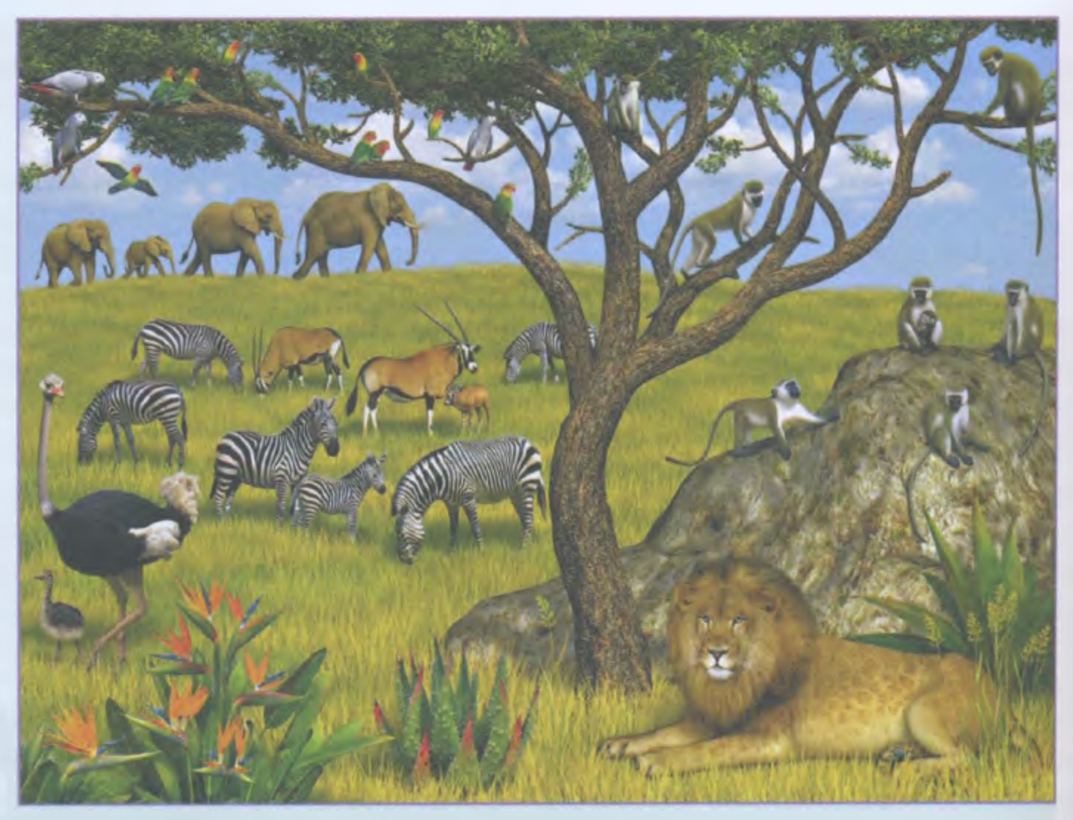


Рис. 63. Биогеоценоз: африканская саванна

ного или полусгнивший пень можно рассматривать как экосистемы, но не как биогеоценозы.

Все природные экосистемы связаны между собой и вместе образуют живую оболочку Земли, которую можно рассматривать как самую большую экосистему. Она называется биосферой (подробнее о ней вы узнаете, прочитав следующую главу).

Искусственные экосистемы. На протяжении многих тысячелетий человек жил в естественной среде обитания, не оказывая серьёзного воздействия на процессы, происходящие в биосфере. С развитием цивилизации отношения человека и природы существенно изменялись. Люди всё шире использовали природные ресурсы, разрушая сложившиеся экосистемы. Позже в борьбе за существование человечество создало искусственные, или антропогенные, т. е. созданные человеком, экосистемы (или, как говорят историки, человек перешёл от присваивающего типа к производительному типу хозяйственной деятельности). Эти экосистемы существуют не только за счёт солнечного света и тепла, но и благодаря использованию других разновидностей энергии и искусственно синтезированных веществ.

Наиболее распространёнными антропогенными экосистемами являются **агробиоценозы**. Они создаются для получения сельскохозяйственной продукции. На сегодняшний день агробиоценозы занимают около 10% всей поверхности суши.

В таких агробиоценозах, как поля, огороды, сады, пастбища, складываются те же пищевые цепи, что и в естественной экосистеме. Там также имеются *продуценты* — культурные растения, сорняки, *консументы* — насекомые, птицы, грызуны, хищники и *редуценты* — бактерии и грибы (о том, кто это такие, вы узнаете из § 20). Человек является обязательным звеном этой пищевой цепи. Он создаёт условия для высокой продуктивности агробиоценоза, а затем использует урожай.

Сравнение естественных и искусственных экосистем. Между агробиоценозом и естественной экосистемой имеются существенные различия. Важным свойством природного сообщества является его устойчивость. А вот естественная устойчивость агробиоценозов невелика — без участия человека агросообщества зерновых и овощных культур существуют не более года, многолетних трав — 3 года, плодовых культур — 20 лет.

Для естественного биоценоза единственным источником энергии является Солнце. Помимо солнечной, агробиоценозы дополнительно получают энергию, затрачиваемую человеком на обработку почвы, борьбу с сорняками, вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур, внесение удобрений и т. д.

В естественной экосистеме первичная продукция растений (урожай), пройдя через многочисленные цепи питания, вновь возвращается в систему биологического круговорота. В агробиоценозе такой круговорот нарушен, так как большая часть продукции изымается человеком при сборе урожая. В результате людям постоянно приходится заботиться о поддержании плодородия почвы, внося в неё удобрения.

Агробиоценозы дают человечеству около 90% пищевой энергии. Однако при неправильном ведении сельскохозяйственного производства происходит потеря плодородия почвы, её засоление, а также опустынивание огромных территорий и загрязнение окружающей среды. Массовое сведение лесов под сельскохозяйственные угодья приводит к серьёзным негативным изменениям в биосфере — начинается эрозия почвы, поскольку удерживающие её корни деревьев исчезают, и через некоторое время ещё недавно зелёный и населённый ландшафт превращается в бесплодную пустыню. Такая участь в прошлом постигла многие острова Карибского моря и Тихого океана, а сейчас подобное исчезновение грозит уникальным экосистемам острова Мадагаскар.

Экосистемы городов. Наряду с агробиоценозами экосистемы городов и промышленных предприятий занимают всё большее место в развитии биосферы на нашей планете. Уже сейчас более половины населения Земли живёт в городах и посёлках городского типа, а в промышленно развитых странах эта цифра доходит до 70%.

В город поступают энергия и ресурсы, необходимые для промышленности, транспорта и жизнедеятельности его жителей. А вот обратно из города в окружающую среду чаще всего поступает огромное количество ядовитых газов и токсичных отходов. Впрочем, нельзя говорить о том, что города продуцируют только лишь то, что губит всё живое, — средства для очистки загрязнённых территорий, а также специалисты по охране окружающей среды тоже «производятся» в городах.

Главной особенностью города как экосистемы является его неустойчивость по сравнению даже с агробиоценозом, не говоря уж о естественных экосистемах. Происходит это потому, что регулирование всех процессов, связанных с потоками вещества и энергии в городе, берёт на себя человек. Соответственно, все урбанистические экосистемы оказываются зависимыми от его деятельности. Таким образом, если город по каким-то причинам оставляют те, кто в нём живут, он через достаточно короткое время разрушается.

Современный город следует рассматривать как экосистему, в которой созданы наиболее благоприятные условия для жизни человека. Действительно, продолжительность жизни горожан на порядок выше, чем у жителей сельской местности. Этому способствует то, что горожане лучше питаются, их рацион более разнообразен и калориен. Кроме того, города лучше защищены от природных и антропогенных катастроф, поскольку в них имеются различные службы, сотрудники которых умеют прогнозировать возникновение чрезвычайных ситуаций и бороться с их последствиями.

Также в среднем горожане куда реже болеют, чем селяне, поскольку в городах много аптек и медицинских учреждений (в то время как в сельской местности может быть такая ситуация, когда одна больница обслуживает население нескольких десятков деревень). Ну и, конечно же, горожане имеют прямой доступ к последним достижениям науки и техники, делающим их жизнь более удобной, тогда как селяне часто лишены самых элементарных удобств, вроде телефонной связи, централизованного отопления и т. п.

Однако у городской жизни есть и свои минусы. Загазованность городского воздуха, постоянный шум, создаваемый транспортом, проживание большого количества людей на небольшой территории — из-за действия всех этих факторов горожане испытывают постоянный стресс. А он, как мы помним из § 2, может привести к бесплодию. Именно поэтому рождаемость в городах намного ниже, чем в сельской местности. Это же, в свою очередь, сказывается на балансе рождаемости-смертности среди горожан, который даже в небольших городах в лучшем случае равен нулю. А что касается мегаполисов, то там смертность может быть больше рождаемости в три-четыре раза! Это приводит к тому, что городская популяция оказывается зависимой от притока людей со стороны.

Кроме того, постоянный стресс, а также большое количество мутагенов и канцерогенов в городском воздухе и воде приводят к тому, что среди горожан постоянно растёт доля людей, страдающих онкологическими и аутоиммунными заболеваниями. Причём эти болезни из года в год всё «молодеют» — в городах от рака страдают даже новорождённые младенцы, чего в сельской местности практически не наблюдается. Таким образом, победив «старые» болезни, люди оказались в смертельных объятиях «новых» недугов, порождённых уже городским образом жизни.

Для того чтобы исправить эти недостатки, следует изменить базовую концепцию городского планирования. В современном городе должны быть не только удобные жилища, транспорт и разнообразная сфера услуг, но и благоприятная для жизни и здоровья человека среда обитания: чистый воздух, зелёные уголки, где бы каждый мог в тишине отдохнуть, любуясь красотой природы. Городской ландшафт не должен быть однообразной каменной пустыней.

В архитектуре города следует стремиться к гармоничному сочетанию социальных (здания, дороги, транспорт, коммуникации) и биологических (зелёные массивы, парки, скверы) аспектов. В этом большую роль могут сыграть ландшафтные архитекторы.

Учитывая способность зелёных насаждений благоприятно влиять на состояние окружающей среды, их необходимо максимально приближать к месту жизни, работы, учёбы и отдыха людей. Кроме того, растительные массивы не только создают благоприятные микроклиматические и санитарно-гигиенические условия, но и повышают художественную выразительность архитектурных ансамблей.

При размещении зелёных насаждений необходимо соблюдать принцип равномерности и непрерывности. Сады, парки, скверы, внутригородские бульвары следует объединять как между собой, так и с насаждениями, расположенными за городом. Это обеспечит поступление свежего загородного воздуха во все жилые зоны города. Важнейшими компонентами системы озеленения города являются насаждения в жилых микрорайонах, на участках детских учреждений, школ, спортивных комплексов и т. п.

Ухаживая за зелёными насаждениями, оберегая и умножая их, каждый житель города может внести свой посильный вклад в улучшение состояния городской среды обитания. Не случайно экологи считают, что в современном

городе человек должен быть не оторван от природы, а как бы растворён в ней. Поэтому общая площадь зелёных насаждений в городе должна в идеале занимать больше половины его территории.



БИОТИЧЕСКОЕ СООБЩЕСТВО (БИОЦЕНОЗ) • ЭКОСИСТЕМА • БИОГЕОЦЕНОЗ • БИОТОП • ИСКУССТВЕННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ: АГРОБИОЦЕНОЗ, ЭКОСИСТЕМА ГОРОДА

ПОДУМАЙТЕ

1. Верно ли утверждение, что в сельской местности условия жизни для человека, как правило, более благоприятные, чем в крупных городах, и если да, то почему?
2. Перечислите все плюсы и минусы городской жизни по сравнению с сельской.
3. Можно ли создать благоприятную среду обитания для человека в крупных городах?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие вы знаете биоценозы и экосистемы?
2. В чём отличие биоценоза от экосистемы?
3. Какие экосистемы называются антропогенными?
4. В чём различие естественных и антропогенных экосистем?



Совершенствуемся

1. Опишите любой (знакомый вам по экскурсиям) биогеоценоз. Укажите, какие там могут встречаться растения и животные.
2. Преобразуйте текст на с. 141—143 «Классификация экосистем» в схему. Приведите примеры.
3. Составьте сравнительную таблицу для понятий «экосистема» и «биогеоценоз». Приведите 2—3 примера для каждого понятия.
4. Используя дополнительные источники информации, подготовьте презентацию на тему «Мой город как экосистема».

Обсуждаем



Обсудите в классе проблему загрязнения атмосферы. Насколько она актуальна для вашего населённого пункта?

Прочитайте текст и предложите свои способы борьбы с загрязнением воздуха в городах.

Что такое смог и как с ним бороться? Слово «смог» (*smog*) произошло от сочетания двух английских слов — *smoke* и *fog* (дым и туман). Термин появился примерно столетие назад для описания плотного, удушающего тумана в смеси с копотью, который стал привычным во многих городах (рис. 64).



Рис. 64. Смог над Пекином

Медики установили, что смог оказывает вредное влияние на общее состояние жителей города. Он может стать причиной возникновения многих заболеваний и даже смерти человека. Составные элементы смога резко снижают умственные возможности человека, его способности к обучению и творческой деятельности, приводя к ускоренной гибели нервных клеток. Мелкие частицы смога накапливаются в альвеолах и бронхиолах лёгких, вызывая в них воспаление. Высокий уровень загрязнения воздуха увеличивает вероятность возникновения сердечно-сосудистых заболеваний, вплоть до инсульта и инфаркта.

Особую опасность смог представляет для беременных женщин. Многие токсичные компоненты хорошо проникают через плаценту и способны повредить развитию плода.

Проводим исследование



Начните работы по выполнению **учебно-исследовательского проекта (лаб. раб. № 7)** «Оценка антропогенных изменений в природе» на с. 268.

§ 19 Виды взаимоотношений организмов в экосистеме. Экологическая ниша

Вспомните:

1. Какие биотические факторы среды вам известны?
2. Что такое симбиоз?
3. Какое строение имеют лишайники?

Экологические взаимодействия организмов. В экосистеме все живые организмы взаимодействуют друг с другом. Разновидности этих взаимодействий, а также влияние их на условия жизни представляют собой совокупность биотических факторов среды (рис. 65).

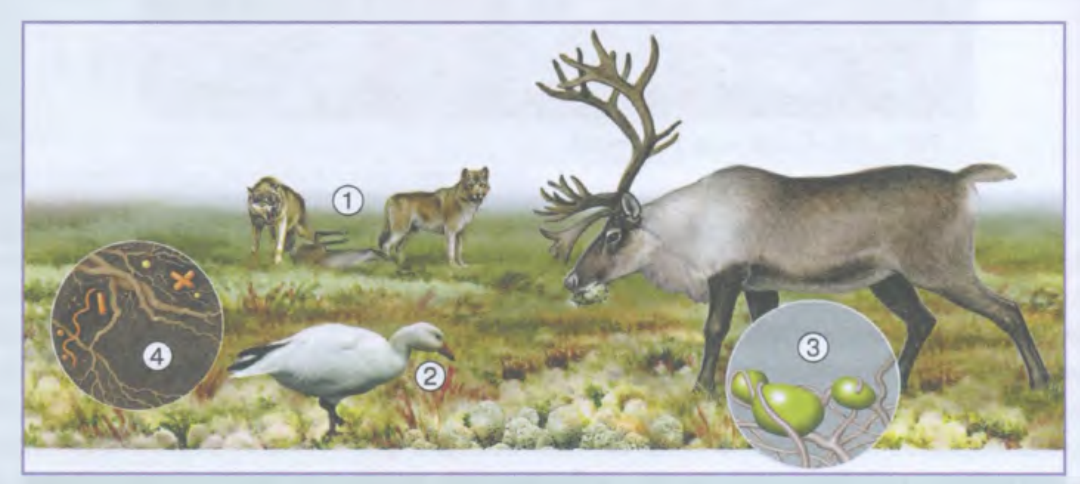


Рис. 65. Биотические взаимодействия: *1* — конкуренция двух хищников за ресурс; *2* — хищничество в широком смысле (под которым понимается любое поедание живого существа живым организмом); *3* — облигатный, т. е. обязательный, постоянный, симбиоз водоросли и гриба в составе лишайника; *4* — факультативный, т. е. временный, симбиоз корней растений и почвенных азотофиксирующих бактерий

Все биотические взаимодействия условно можно разделить на четыре группы:

1) нейтральные отношения: организмы не оказывают прямого влияния друг на друга (0 0);
2) симбиотические отношения: между организмами существуют взаимовыгодные полезные связи (+ +) или один вид получает пользу, другой не

испытывает вреда (+ 0), один из организмов получает выгоду, другой испытывает угнетение (+ –);

3) антибиотические отношения: отношения, угнетающие оба организма (– –), один вид угнетается, другой не извлекает пользы (– 0);
4) в отдельную группу взаимодействий выделяется хищничество, которое занимает промежуточное положение между симбиотическими и антибиотическими отношениями.

Нейтрализм (0 0) — форма взаимоотношений, при которой совместно обитающие на одной территории организмы не оказывают непосредственного влияния друг на друга. Примером могут служить популяции волков и дождевых червей, которые могут жить в одном лесу долгие годы и даже не догадываться о существовании друг друга.

При этом опосредованное воздействие нейтральные виды могут оказывать друг на друга — тот же дождевой червь рыхлит почву, из-за чего она становится более благоприятной для вегетации растений, их урожайность повышается, это приводит к увеличению популяции зайцев, которыми питаются волки. И наоборот — уменьшение количества волков приводит к тому, что в почву поступает меньше не переваренной ими органики, а это сказывается на количестве бактерий, которыми питаются дождевые черви. Как видите, всегда следует также учитывать, что все виды, формирующие биоценоз, зависят от его состояния в целом.

Симбиотические отношения. Под симбиозом (в широком значении термина) понимают любую форму взаимодействия между организмами разных видов при условии, что хотя бы один из них получает пользу от этого взаимодействия. Однако если принимать такую формулировку, то получится, что и хищничество тоже является симбиозом, поскольку хищник, несомненно, получает пользу от того, что поедает своих жертв. Поэтому обычно используют узкое значение этого термина.

Симбиоз (+ +, + 0, + –) — это форма взаимоотношений таксономически разнородных организмов, при которой хотя бы один из них получает пользу от совместного проживания.

Форму обоюдного полезного сожительства, когда организмы тесно взаимосвязаны и присутствие партнёра становится обязательным условием существования каждого из них, называют **мутуализмом**. Взаимодействие, полезное для двух организмов, но не являющееся обязательным для них, называется **протокооперацией**. В том случае, когда только один организм извлекает пользу от совместного проживания, не принося другому ни вреда, ни пользы, мы имеем дело с **комменсализмом**. И наконец, симбиотические отношения, при которых один организм получает от сожительства пользу, а другой — вред, называют **паразитизмом**.

Классическими примерами **мутуализма** (+ +) являются взаимодействие гриба и водоросли в составе лишайника, симбиоз азотофиксирующих клубеньковых бактерий с представителями семейства Бобовых (*Fabaceae*) или микориза, образуемая мицелием грибов и корнями высших растений.

Примером **протокооперации** является сожительство рака-отшельника и мягкого кораллового полипа актинии. Раки-отшельники используют раковины брюхоногих моллюсков в качестве укрытия. При этом они специально отыскивают представителей некоторых видов актиний и пересаживают их на свою раковину. Это выгодно обоим морским жителям. Мирный падальщик рак-отшельник осуществляет транспортировку актинии, которая сама по себе малоподвижна. Хищные и грозные актинии своими жгучими щупальцами отпугивают хищников и подкармливают раков остатками своей добычи.

Сожителями рака-отшельника и актинии часто бывают многощетинковые черви из рода *Nereis*, которые поселяются в раковинах. Интересно, что рак-отшельник поедает других таких червей, но «своего» не трогает. Более того, при переселении в новую раковину раки, как правило, переносят в неё и червя. Этот червь использует остатки пищи актинии, а также очищает полость раковины и объедает паразитов с мягкого брюшка рака. От обоих же своих «хозяев» он получает защиту от хищников. Таким образом, для всех трёх организмов польза от такого взаимодействия очевидна, но их связь не обязательна.

Часто птицы кормятся паразитами, находя их на коже крупных копытных (рис. 66). Ещё одним примером протокооперации могут служить взаимоотношения между носорогами и болотными черепахами. В местах купания носорогов наблюдается скопление черепах, которые на коже лежащих в грязи животных ищут и поедают клещей и других паразитов.

Комменсализм (+ 0) широко распространён в природе. Например, крупные млекопитающие (собаки, олени) разносят плоды и семена с зацепками (например, большого лопуха, часто именуемого репейником), не получая от этого ни вреда, ни пользы. Однако лопух при этом пользу всё-таки получает, поскольку животные помогают ему расселяться.



Рис. 66. Протокооперация птиц и копытных: желтоклювые буйволовые скворцы (*Buphagus africanus*) ищут клещей и других паразитов на шкуре саванной зебры (*Equus quagga*)

Классический комменсализм можно охарактеризовать как одностороннее использование одного вида организма другим без нанесения ему ущерба. Различают несколько разновидностей комменсализма, среди которых наиболее часто встречаются такие, как нахлебничество и квартирантство.

Нахлебничество — это потребление остатков пищи хозяина.

Таковы, например, взаимоотношения белых медведей и песцов, доедающих остатки их пищи, или львов с гиенами и грифами (рис. 67).

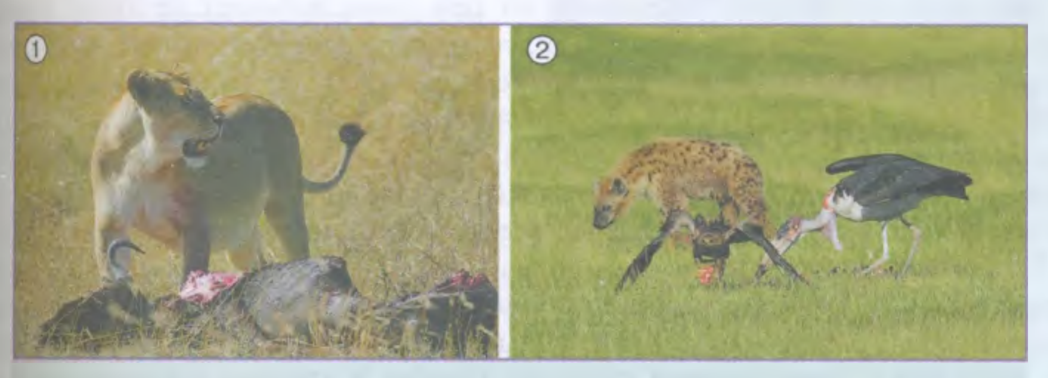


Рис. 67. Нахлебничество: грифы, марабу и гиены (*2*) доедают остатки трапезы льва (*1*)

Квартирантство — использование одними видами других (их тел или их жилищ) в качестве убежища.

Такой тип взаимоотношений широко распространён у растений — примером могут служить лианы и эпифиты (орхидеи, лишайники, мхи), поселяющиеся непосредственно на стволах и ветвях деревьев. В гнёздах птиц и в норах грызунов обитает множество видов членистоногих, некоторые рыбы (например, рыбы-клоуны из рода *Amphiprion*) прячутся среди щупалец медуз и актиний со стрекательными клетками. Рыба горчак (*Rhodeus sericeus*) откладывает икру в мантию двустворчатого моллюска, не принося ему вреда (рис. 68).



Рис. 68. Горчак откладывает икру в беззубку

Паразитизм (− +) — это форма симбиотических взаимосвязей между видами, при которой организмы одного вида (паразита, потребителя) живут за счёт питательных веществ или тканей организма другого вида (хозяина) в течение определённого

времени. Обычно паразит использует живого хозяина не только как источник пищи, но и как место постоянного или временного проживания. Известно несколько десятков тысяч видов паразитических живых существ, из которых около 500 являются паразитами человека. В паразитические отношения могут вступать растения, животные, грибы, бактерии, ну а вирусы вообще не могут вступать ни в какие другие.

Как правило, паразит истощает, но при этом всё-таки не губит хозяина, поскольку без него погибнет сам. Так, гельминты (паразитические черви) могут жить в организме человека годами, нанося ему вред, но не вызывая его смерть.

Переход к паразитизму резко увеличивает возможность вида выжить в борьбе за существование. Тело хозяина создаёт для живущих в нём паразитов благоприятный и относительно ровный микроклимат, не подверженный тем значительным колебаниям, которые всегда имеют место в окружающей среде.

Но иногда в природе бывает, что паразит убивает хозяина, — например, паразитические жгутиковые простейшие трипаносомы, переносчиком которых является кровососущая муха цеце, вызывают у человека сонную болезнь, которая чаще всего заканчивается смертью. Однако в природе трипаносомы живут в крови африканских антилоп и особого вреда им не приносят. Таким образом, катастрофические последствия заражения паразитами наблюдаются в тех случаях, когда отношения паразит—хозяин не стабилизированы длительным естественным отбором.

В природе нередко встречаются и такие взаимодействия, которые можно назвать переходными от хищничества к паразитизму, например комары и пиявки, сосущие кровь у млекопитающих.

Хищничество (− +) — одна из самых распространённых форм биотических отношений в природе, имеющих большое значение в саморегуляции биоценозов. Оно является промежуточным типом между симбиозом и антибиозом. С первым хищничество роднит то, что из этого взаимодействия один из его участников извлекает выгоду для себя, а со вторым — то, что при взаимодействии популяции хищников и жертв они ограничивают рост численности друг друга.

Отличие же хищничества от симбиоза состоит в том, что хищник и жертва практически никогда не живут совместно, — наоборот, бóльшую часть времени они стараются держаться друг от друга подальше. Отличием от антибиоза является то, что воздействие хищника на популяцию жертв нельзя однозначно считать отрицательным, — хищники, уничтожая больных и слабых особей, способствуют процветанию популяции жертв. Иными словами, если хищник получает выгоду из взаимодействия на уровне особи, то жертва — на уровне популяции.

Естественный отбор, действующий в популяции хищников, увеличивает эффективность средств поиска и ловли добычи. Вырабатывается сложное поведение, например согласованные действия стаи волков при охоте на оленей. Жертвы в процессе отбора также совершенствуют средства защиты: приобретают покровительственную окраску, различные шипы и панцири, вырабатывают соответствующее поведение.

Несмотря на то что обычно под хищниками подразумевают животных, питающихся другими животными, которых они ловят и умерщвляют, значение этого термина куда шире. Насекомоядные растения (росянки, непентесы, мухоловки и др.) также можно отнести к хищникам (рис. 69). Но следует отметить, что растения-хищники всё равно остаются автотрофами, а хищничество для них — это способ получения дополнительных макроэлементов. Хищники встречаются и среди грибов, и среди бактерий.



Рис. 69. Насекомоядное растение венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*)

Антибиотические отношения. В природе бывает такая ситуация, когда два вида не могут сосуществовать друг с другом. В таком случае следует говорить об антибиотических отношениях между ними.

Антибиозом (– –, – 0) называют такую форму взаимоотношений, при которой либо обе взаимодействующие популяции ограничивают возможности развития друг друга, либо одна из них угнетает развитие другой.

Неблагоприятное влияние одних популяций на другие может проявляться в разных формах. Чаще всего такое взаимодействие разделяют на *аменсализм* и *аллелопатию*.

Аменсализм (– 0) — форма антибиоза, при которой одна популяция отрицательно влияет на другую, но сама при этом не испытывает ни отрицательного, ни положительного влияния.

Типичным примером аменсализма можно считать ситуацию, при которой высокие кроны деревьев угнетают рост низкорослых растений и мхов за счёт частичного перекрывания доступа солнечного света. Другим примером является взаимоотношение низших грибов дрожжей с актиномицетами (своеобразными сапротрофными бактериями). Актиномицеты не могут размножаться так же быстро, как и дрожжи, поэтому, когда последних вокруг них становится много, они выделяют специальное вещество *нистатин*, который тормозит рост грибов. На самих же актиномицетов это вещество такого действия не оказывает.

Ещё дной из самых распространённых форм антибиоза является конкуренция.

Конкуренция (– –) подразумевает под собой любые антагонистические (взаимно угнетающие) отношения, связанные с борьбой за существование, доминирование, пищу, пространство и другие ресурсы между организмами или популяциями, нуждающимися в одних и тех же ресурсах.

Конкурентное взаимодействие может касаться пространства, пищи, света, зависимости от хищников и других врагов, подверженности болезням и действию различных экологических факторов. Конкуренцию подразделяют на ***внутривидовую*** и ***межвидовую***. Обе они могут иметь большое значение в формировании разнообразия видов и регуляции численности организмов.

Внутривидовая конкуренция — это борьба за одни и те же ресурсы, происходящая между особями одного и того же вида. Она является весьма важным фактором саморегулирования популяций. У некоторых организмов под влиянием внутривидовой конкуренции за пространство сформировался интересный тип поведения. Его называют **территориальностью**. Территориальность свойственна многим видам птиц, некоторым рыбам и другим животным.

У птиц территориальный тип поведения проявляется следующим образом: в начале сезона размножения самец выбирает участок обитания (территорию) и защищает его от вторжения самцов того же вида. Заметим, что громкие голоса самцов, которые мы слышим весной, сигнализируют лишь о праве собственности на приглянувшийся участок, а вовсе не помогают певцу, вопреки распространённому заблуждению, привлечь самку. Таким образом, территориальное поведение можно считать экологическим регулятором, поскольку оно одинаково позволяет избегать как перенаселения, так и недостаточной населённости.

Ярким примером внутривидовой конкуренции, которую каждый мог видеть в лесу, является *самоизреживание* у растений. Начинается этот процесс с захвата территории: например, где-нибудь на открытом месте, недалеко от большой ели, дающей множество семян, появляется несколько десятков проростков — маленьких ёлочек. Первая задача выполнена: популяция выросла и захватила территорию, необходимую ей для выживания. Здесь территориальность выражается иначе, нежели у вышеупомянутых певчих птиц: участок занимает не особь, а вид (точнее, часть популяции).

Молодые деревца растут, однако с течением времени между ними появляется неизбежная разница в росте: одни из них, как правило, те, что послабее, отстают, а другие, более сильные, их обгоняют. Низкие ёлочки начинают всё больше испытывать затенение со стороны более высоких и постепенно погибают.



Рис. 70. Конкуренция среди молодых елей

В конце концов из множества ёлочек остаётся несколько (а иногда только одна) наиболее сильных особей (рис. 70).

У некоторых живых существ внутривидовое регулирование популяций начинается задолго до того, как обнаруживается серьёзная конкуренция. Так, у волков и мышей высокая плотность животных на ограниченной территории является фактором угнетения, снижаю-

шим воспроизводство даже при изобилии пищевых ресурсов. Это выражается в наступлении временного бесплодия — включаются биохимические механизмы, препятствующие оплодотворению яйцеклеток или прикреплению последних к стенке матки.

Межвидовая конкуренция чрезвычайно широко распространена в природе и касается практически всех живых существ, поскольку редко какой вид не испытывает хоть небольшого давления со стороны представителей иных видов. Однако экология рассматривает межвидовую конкуренцию в конкретном, узком смысле — только как взаимно отрицательные отношения совместно проживающих близкородственных или сходных по экологическому критерию видов.

Формы проявления межвидовой конкуренции могут быть весьма различными: от жестокой борьбы до почти мирного сосуществования. Но если два вида с одинаковыми потребностями оказываются в одном сообществе, рано или поздно один конкурент вытеснит другого.

Чарлз Дарвин считал конкуренцию одной из важнейших составных частей борьбы за существование, играющей большую роль в эволюции видов. Естественный отбор при межвидовой конкуренции направлен на увеличение разнообразных различий между конкурирующими видами, что приводит к расхождению их по разным экологическим нишам (о том, что это такое, смотрите ниже).

Следует учитывать, что тип взаимодействия конкретной пары видов может изменяться в различных условиях и в зависимости от стадий их жизненных циклов. Кроме того, один и тот же вид в сообществе может находиться в разных отношениях с окружающими его видами. Таким образом, биотические отношения в экосистемах бесконечно разнообразны. Порождая и закрепляя многообразие организмов, они способствуют повышению устойчивости сообществ и более эффективному использованию имеющихся ресурсов.

Экологическая ниша. В природе на одной и той же территории обитают сотни популяций разных видов организмов. Мы знаем, что организмы ведут жестокую конкурентную борьбу между собой. А уживаются в одном сообществе они потому, что занимают разные экологические ниши.

Экологическая ниша определяется совокупностью всех жизненных условий, необходимых для существования того или иного вида, а также его ролью в биологическом сообществе.

Существование различных экологических ниш в рамках экосистемы позволяет организмам, с одной стороны, наиболее полно использовать всё пригодное для жизни пространство и источники пищи, а с другой — функционировать на благо всего сообщества, даже если речь идёт о хищниках и жертвах. Например, травоядные животные, обитающие в одном месте, могут занимать различные экологические ниши, поедая траву на разной высоте. Так, в африканских саваннах копытные используют пастбищные корма по-разному: зебры

обрывают верхушки трав, антилопы гну поедают лишь определённые виды растений, газели выщипывают только низкие травы, антилопы топи кормятся высокими стеблями, а жирафы поедают листья деревьев (рис. 71).

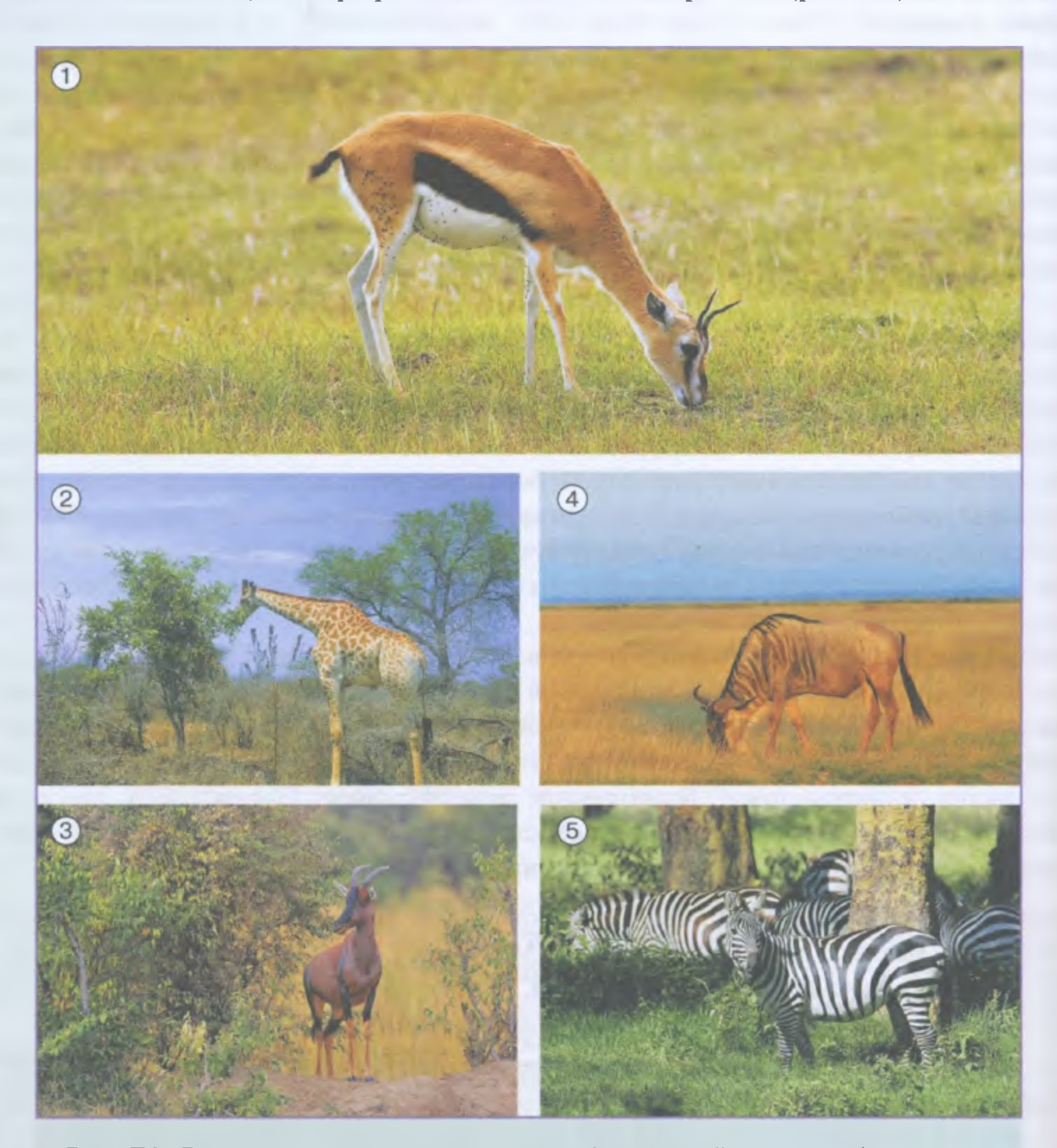


Рис. 71. Различные экологические ниши африканской саванны: *1* — газель Томпсона; *2* — жираф; *3* — топи; *4* — голубой гну; *5* — саванная зебра

Разные виды растений могут существовать в одном травостое только потому, что их корневые системы поглощают воду и минеральные соли с различной глубины, а надземные части растений имеют разную высоту и не затеняют друг друга полностью.

Представители разных видов, обитающих совместно, имеют разные рационы питания и, следовательно, занимают различные ниши. Так, птицы разных видов, обитающие в одном лесу, могут питаться либо семенами и плодами определённых растений, либо разными мелкими животными и насекомыми. Благодаря этому между ними не возникает конкуренции. А насекомоядные летучие мыши избегают антагонистических отношений из-за того, что представители разных видов, как правило, активны в разное время ночи.

Экологические ниши совместно живущих видов могут частично перекрываться, но полностью никогда не совпадают, так как при этом вступает в действие закон конкурентного исключения и один вид вытесняет другой. Этот закон был сформулирован в 1930-х гг. отечественным микробиологом *Георгием Францевичем Гаузе*.

Закон конкурентного исключения — два вида, занимающие одну экологическую нишу, не могут сосуществовать в одном месте неограниченно долго.

Действие этого закона можно проиллюстрировать на следующем примере: при совместном обитании двух популяций серой и чёрной крыс в условиях достаточной увлажнённости серые крысы в конечном счёте вытесняют чёрных. А вот в более засушливых условиях наблюдается обратная ситуация — чёрные крысы, потребность в воде у которых значительно меньше, чем у серых, одерживают верх над представителями вида-двойника и изгоняют их.

Кроме того, представители одного и того же вида в разные периоды развития могут занимать различные экологические ниши. Например, головастик питается растительной пищей, а взрослая лягушка — типичное плотоядное животное, поэтому их ниши различны (рис. 72).

В случае исчезновения вида по каким-либо причинам его экологическую нишу рано или поздно займёт другой вид, выполняющий те же функции в сообществе (если, конечно, эта ниша не исчезнет вместе с видом, что тоже бывает).

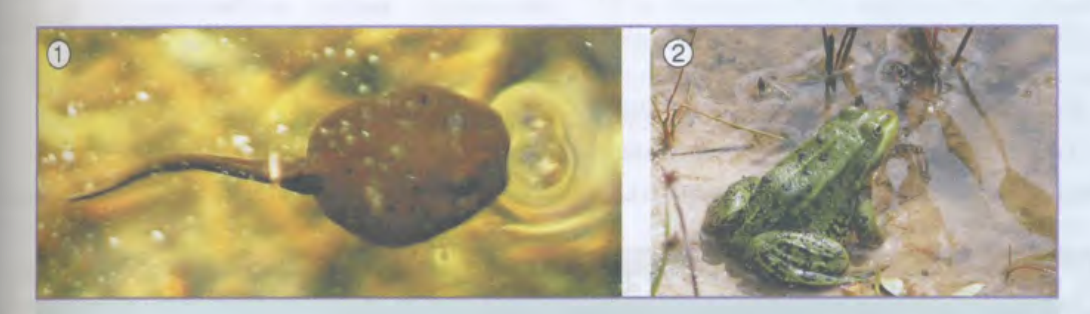


Рис. 72. Прудовая лягушка (*Pelophylax lessonae*) и её головастик: головастик (*1*) обитает в водной среде и питается водорослями; лягушка (*2*) живёт как в водной, так и в наземно-воздушной среде и питается насекомыми



НЕЙТРАЛИЗМ • СИМБИОЗ: МУТУАЛИЗМ, ПРОТОКООПЕРАЦИЯ, КОММЕНСАЛИЗМ, НАХЛЕБНИЧЕСТВО, КВАРТИРАНТСТВО, ПАРАЗИТИЗМ • ХИЩНИЧЕСТВО • АНТИБИОЗ: АМЕНСАЛИЗМ, КОНКУРЕНЦИЯ • ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ • ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША

ПОДУМАЙТЕ

1. В чём состоит эволюционное значение биотических отношений популяций в экосистеме?
2. Можно ли утверждать, что в случае нейтрализма любые две популяции оказывают влияние друг на друга? Если да, то каким образом?
3. Могут ли разные виды занимать одну экологическую нишу? Может ли один вид занимать разные экологические ниши? От чего это зависит?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие вам известны примеры положительных и отрицательных взаимодействий между организмами разных видов?
2. Какие виды конкуренции вам известны? Какую роль они играют в сообществе?
3. В чём сходство и различия хищничества и паразитизма?
4. В чём сходство и различия мутуализма и протокооперации?
5. Какие наиболее известные примеры симбиотических взаимоотношений вы можете привести?
6. Что такое экологическая ниша?
7. Какое значение имеют экологические ниши в жизни сообщества?

Совершенствуемся



1. Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающей симбиотические отношения. Приведите примеры.

2. В Центральной России обитает шесть близких видов синиц (рис. 73). Определите пищевые предпочтения каждого вида и ответьте на вопрос: эти виды синиц занимают одну или разные экологические ниши? Свой ответ обоснуйте.



Рис. 73. Синицы Европейской части России: *1* — длиннохвостая синица, или ополовничек (*Aegithalos caudatus*); *2* — большая синица (*Parus major*); *3* — черноголовая гаичка (*Poecile* (*Parus*) *palustris*); *4* — московка, или чёрная синица (*Periparus* (*Parus*) *ater*); *5* — лазоревка (*Cyanistes caeruleus*); *6* — хохлатая синица, или гренадёрка (*Lophophanes* (*Parus*) *cristatus*)

Это интересно



Неоднозначность любых отношений. Хотя большинство взаимоотношений между видами действительно можно классифицировать, исходя из представленной в параграфе схемы, однако следует помнить, что в чистом виде та или иная форма взаимоотношений в природе наблюдается достаточно редко.

Например, несмотря на то что, как правило, водоросль и гриб в лишайниках пребывают в таких взаимоотношениях, которые можно охарактеризовать как мутуалистический симбиоз, бывает и так, что гриб начинает пожирать клетки водоросли (что можно классифицировать как хищничество) или же высасывать из них питательные вещества (а это уже паразитизм). Такое случается тогда, когда водоросль по каким-то причинам перестаёт синтезировать столько сахаров, сколько нужно грибу для нормальной жизни (это бывает, например, из-за изменения освещённости), и тогда второй участник симбиоза пытается силой отнять у партнёра то, что недополучил.

Также в природе встречаются очень странные разновидности взаимоотношений между видами, которые сложно классифицировать. Например, известные вам с 7 класса взаимоотношения личинок наездников и гусениц, в телах которых те обитают, трудно отнести к какому-либо вышеперечисленному типу.

Может показаться, личинка наездника является паразитом, ведь она живёт внутри гусеницы. Однако ни один паразит не будет целенаправленно доводить до смерти своего хозяина. Личинка наездника же именно этим и занимается — если она не съест своего хозяина изнутри, то не сможет превратиться во взрослое насекомое. Значит, она не паразит, а хищник? Но ни один хищник не залезает внутрь другого живого организма, чтобы съесть его!

Впрочем, такие отношения учёные всё-таки смогли классифицировать, выделив наездников в отдельную категорию — *паразитоидов* (а отношения определив как хищничество с элементами паразитизма).

Но ещё более странные отношения энтомопатогенных нематод (круглых червей) из родов *Steinernema* и *Heterorhabditis* с личинками насекомых классифицировать не удалось. Молодые личинки этих червей, в кишечниках которых находятся тысячи бактерий из рода *Photorhabdus luminescens*, сидят в почве и поджидают личинок насекомых. Как только те подползают к нематодам вплотную, последние проникают в тела жертв через дыхальца, анальное отверстие или трещинки в покровах.

Оказавшись внутри, личинка выпускает из своего кишечника всех имеющихся у неё бактерий, которые начинают размножаться, не забывая при этом синтезировать белки *Tc* и *Mcf*. Эти органические токсины быстро убивают насекомое (которое не может никак от них защититься), однако самой нематоде они не вредят. После того как жертва умрёт, нематода начинает питаться жидкой кашицей, в которую превращаются под действием токсинов внутренние органы насекомого.

Наевшись, личинка превращается во взрослую форму, которая находит свою «вторую половинку», поселившуюся в том же насекомом, спаривается и откладывает яйца. Когда из них вылупляется следующее поколение личинок, от несчастной жертвы остаётся лишь несъедобный хитиновый панцирь. Молодые черви выбираются наружу, проглотив перед этим некоторое количество бактерий, без помощи которых они не могут убивать насекомых.

Если характер отношений между бактериями и нематодами понятен (это мутуалистический симбиоз), то вот насчёт отношений круглых червей и насекомых сложно сказать что-то определённое. Может быть, это хищничество? Но ведь нематода не убивает жертву сама, как это делают хищники. Тогда, может быть, круглые черви, подобно личинкам наездников, являются паразитоидами? Однако они питаются не живыми, а мёртвыми тканями насекомых, чего настоящие паразитоиды никогда не делают. Таким образом, вопрос о характере этих отношений и статусе нематод-убийц до сих пор остаётся открытым.

Проводим исследование

Выполните лабораторную работу № 4 «Изучение экологической ниши у разных видов растений» на с. 266.

Видовая и пространственная структуры экосистемы

§ 20

Вспомните:

1. Что такое среда обитания?
2. Какова роль света в жизни растений и животных?

Структура экосистемы. Каждая экосистема имеет сложную внутреннюю структуру, которая является показателем соотношения различных групп организмов, различающихся по систематическому положению, по роли, которую они играют в процессах переноса вещества и энергии, по месту, занимаемому в пространстве и в пищевой сети, либо по иному признаку, существенному для понимания закономерностей функционирования естественных экосистем. Обычно выделяют видовую и пространственную структуру сообщества.

Видовая структура. О составе сообщества судят прежде всего по видовому разнообразию и количественному соотношению видовых популяций. В экосистеме, как правило, имеется несколько видов, представленных большим числом особей или большой биомассой, и сравнительно много видов с малым числом особей (рис. 74).

Виды с высокой численностью играют огромную роль в жизни сообщества, особенно так называемые *средообразующие виды*, или *доминант* данного сообщества. Обычно наземные биоценозы называют по доминирующим видам: еловый лес, дубрава, болото сфагновое и т. д.



Рис. 74. Видовая структура сообщества: клён — 80%; ель — 10%; берёза — 5%; сосна — 5%

В то же время редкие виды часто оказываются лучшими показателями состояния сообщества, чем доминанты. Это связано с тем, что для поддержания жизни представителей

таких видов требуются строго определённые сочетания различных факторов (например, температуры, влажности, состава почв, определённых видов пищевых ресурсов и др.). Ну а поддержание необходимых условий во многом зависит от нормального функционирования экосистемы в целом. Поэтому исчезновение редких видов может быть сигналом о том, что в экосистеме происходят какие-то изменения.

В сообществах с высоким разнообразием многие виды занимают сходное положение, населяя один и тот же участок пространства. В таком сообществе изменение условий жизни под действием, например, изменений климата или иных факторов может привести к исчезновению одного вида, однако эта потеря будет компенсироваться за счёт других видов, близких по своей специализации к выбывшему. Таким образом, чем больше разнообразие, тем более устойчивым является сообщество к внезапным изменениям воздействия абиотических факторов.

Пространственная структура. Важным экологическим свойством и признаком сообщества является его пространственная структура. Это относится в первую очередь к растительным сообществам (фитоценозам), но также (опосредованно) и к населяющим их животным (зооценозам).

Совместное существование разных видов и жизненных форм в сообществе приводит к их пространственному обособлению. Это выражается в горизонтальном и вертикальном разделении фитоценоза на отдельные элементы, каждый из которых играет свою роль в накоплении и преобразовании вещества и энергии.

По вертикали растительное сообщество разделяется на **ярусы**, в которых располагаются надземные или подземные части растений определённых жизненных форм. Эта ярусность особенно ярко выражена в лесных фитоценозах (рис. 75). Здесь насчитывается обычно пять-шесть ярусов: древесный (высоких и низких деревьев), кустарниковый (подлесок), травяно-кустарничковый, моховой (или лишайниковый) и подстилка (опад листвы).

Подземная ярусность является как бы зеркальным отражением надземной: корни наиболее высоких деревьев проникают глубоко в почву, корни кустарников и трав располагаются в верхних слоях почвы и в подстилке.

По горизонтали сообщество также расчленяется на отдельные элементы – микрогруппировки, расположение которых отражает неоднородность условий жизни. Это могут быть, например, участки, заросшие брусникой, черникой, малиной и мхами, кочки или куртины трав, светолюбивые травы в просветах крон деревьев и теневыносливые травы под сомкнутыми кронами деревьев.

Животные в биоценозах также распределяются по ярусам. Так, представители каждого вида птиц строят свои гнёзда в определённом ярусе: на земле (глухари, тетерева, рябчики, лесные коньки, соловьи), на кустарниках (крапивники), на нижних ветвях деревьев (славки, снегири), в кронах деревьев (грачи, коршуны, канюки). Многие мелкие животные селятся в верхних слоях почвы и в подстилке.

Луговые, степные, болотные сообщества являются малоярусными. В них, как правило, можно выделить не более двух-трёх ярусов.



Рис. 75. Ярусность леса

Ярусное строение фитоценоза даёт растениям возможность более полно использовать ресурсы среды, прежде всего свет, тепло и влагу. Растения разных ярусов живут в различающихся по некоторым параметрам (освещённости, влажности и др.) условиях, что уменьшает конкуренцию и способствует увеличению видового разнообразия. Чем благоприятнее условия местообитания, тем сложнее ярусность сообщества.

Пространственная структура экосистемы является показателем разнообразия условий жизни организмов, богатства и полноты использования ими ресурсов среды. В определённой мере она характеризует также устойчивость сообщества, т. е. его способность противостоять внешним воздействиям.

Трофическая структура. Любое сообщество можно представить в виде **пищевой сети**, т. е. схемы всех пищевых, или **трофических** (от греч. *trophe* — питание), взаимосвязей между видами этого сообщества. Пищевая сеть (её переплетения

бывают очень сложными) (рис. 76) обычно состоит из нескольких **пищевых цепей**, каждая из которых является отдельным каналом, по которому передаются вещество и энергия.



Рис. 76. Пищевые сети

По способу питания все живые организмы в экосистеме делятся на автотрофов и гетеротрофов. **Автотрофы** (самопитающие) — это организмы, образующие органическое вещество своего тела из неорганических веществ в результате процессов фотосинтеза и хемосинтеза.

Фотосинтез осуществляют *фототрофы* — живые существа, содержащие специальные пигменты, способные улавливать квант света (зелёные растения, водоросли и некоторые микроорганизмы). Хемосинтез наблюдается у некоторых *хемотрофных* бактерий, которые получают энергию в результате окисления водорода, серы, сероводорода, аммиака, железа. В некоторых экосистемах хемотрофы играют очень важную роль — например, без нитрифицирующих бактерий невозможны снабжение почвы азотом и, следовательно, нормальный рост и развитие растений.

Больше всего на Земле обитает именно автотрофов (если подсчитывать не численность, а биомассу живых существ). Они полностью отвечают за образование всего нового органического вещества в любой экосистеме, т. е. являются производителями продукции — **продуцентами** экосистем.

Гетеротрофы («питающиеся другими») — это организмы, потребляющие готовое органическое вещество других организмов и продуктов их жизнедея-

тельности. Это все животные, грибы и некоторые бактерии. Впрочем, представители некоторых групп прокариотов и одноклеточных эукариотов, так же как и большинство паразитических и насекомоядных растений, могут совмещать автотрофный и гетеротрофный тип питания. Следует отметить, что для автотрофов источником углерода являются неорганические соединения, а гетеротрофы получают его из органических веществ.

Гетеротрофы являются потребителями и деструкторами (разрушителями) органических веществ. Они подразделяются на *консументов* и *редуцентов*.

Консументами называют потребителей вторичной органики, т. е. органического вещества живых организмов. К их числу относятся:

1) растительноядные животные (*фитофаги*), питающиеся живыми растениями (тля, саранча, гусь, овца, олень, слон);

2) плотоядные животные (*зоофаги*), поедающие других животных, — различные хищники (пауки, насекомоядные и хищные птицы, хищные рептилии и звери), нападающие не только на фитофагов, но и на других хищников (хищники II, III порядка).

Редуценты (рис. 77) — это живые существа (бактерии и грибы), разлагающие мёртвое органическое вещество (которое представляет собой останки организмов и продукты жизнедеятельности живых существ) и превращающие его в неорганические соединения, которые могут потребляться продуцентами.

Положение организма в пищевой цепи (трофический уровень) определяется его удалённостью от основного источника поступающей в сообщество энергии. Автотрофы занимают I трофический уровень, а гетеротрофы – все последующие (растительноядные организмы — II, плотоядные — III, хищники, питающиеся плотоядными животными, — IV и т. д.). Паразиты занимают в пищевых цепях тот же уровень, что и их хозяева. Редуценты, находящиеся вне этой иерархии уровней, также в основном представлены гетеротрофами.



Рис. 77. Редуценты: гриб звездовик тройной (*Geastrum triplex*) — утилизатор опавшей листвы

ВИДОВАЯ СТРУКТУРА • ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА • ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА • ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ • ПИЩЕВАЯ СЕТЬ • ЯРУСНОСТЬ • АВТОТРОФЫ • ГЕТЕРОТРОФЫ • ПРОДУЦЕНТЫ • КОНСУМЕНТЫ • РЕДУЦЕНТЫ



ПОДУМАЙТЕ

Какое значение имеет пространственная структура сообщества?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. Какое значение имеет разнообразие видов в сообществе?
2. Чем объясняется ярусное строение фитоценозов?
3. Что такое пищевая цепь и пищевая сеть?



Совершенствуемся

Расскажите, основываясь на своих наблюдениях, о жизни животных, обитающих в разных ярусах лесного сообщества.

Это интересно

Кто управляет экосистемами? Какие живые существа из тех, что являются обитателями экосистемы, оказывают наибольшее влияние на её развитие? На первый взгляд может показаться, что это продуценты, ведь именно они обеспечивают всю экосистему пищей. Однако, если приглядеться внимательнее, мы увидим, что это не так, — долю продуцентов в сообществе и их пространственное размещение определяют те, кто ими питается. Например, от того, какую именно траву будет есть лошадь на пастбище, зависит, какие растения смогут распространиться, а какие нет (поскольку, как вы помните из курса ботаники, поедая растения, лошадь одновременно занимается распространением семян).

Продолжив наше исследование, мы увидим такую картину: лошадь будет распространять одни семена, корова — другие, овца — третьи, а случайно оказавшийся на пастбище дикий кролик — четвёртые. Таким образом, если, например, исключить из этой системы кролика, то растения четвёртой категории не смогут распространиться и исчезнут из экосистемы. А кто может убрать кролика? Консументы II порядка — лиса или волк.

Итак, получается, что наибольшее влияние на облик экосистемы оказывают консументы высоких порядков, — они, избирательно выедая консументов низших порядков, косвенно влияют на то, какие из растений смогут остаться в экосистеме, а какие нет. Значит, именно их деятельность и определяет внешний облик сообщества. Поэтому-то и говорят, что хищники — это правители экосистем.

Проводим исследование

Выполните лабораторную работу № 5 «Описание экосистем своей местности» на с. 267.

Пищевые связи в экосистеме

§21

Вспомните:

1. Какие организмы относят к продуцентам?
2. Чем консументы отличаются от редуцентов?

Обмен веществом и энергией. Любая жизнедеятельность организмов требует постоянного притока вещества и энергии. Первое необходимо для построения тел организмов, а вторая постоянно расходуется в процессе осуществления жизнедеятельности. Поэтому в экосистемах в каждый момент времени происходят сложные процессы вещественно-энергетического обмена между живой и неживой природой.

Потоки вещества и энергии рассматриваются в экологии как передача вещества и энергии из внешней среды к автотрофам и далее по цепям питания от организмов одного трофического уровня к следующему.

Типы пищевых цепей. В экосистемах выделяют два типа пищевых цепей: пастбищную и детритную.

Пастбищные пищевые цепи (*цепи выедания*) начинаются с автотрофных фотосинтезирующих или хемосинтезирующих организмов.

Стрелка в пищевой цепи (рис. 78) направлена от того, кого едят, в сторону того, кто ест. Первым звеном данной пищевой цепи всегда является продуцент, а последним — консумент высшего порядка.

Органическое вещество, производимое автотрофами, называют ***первичной продукцией***. Количество вещества, образованное всеми продуцентами экосистемы на единице площади (объёма) за единицу времени, называют ***валовой первичной продуктивностью***, а всё образованное продуцентами вещество, за вычетом расходов на дыхание, — ***чистой первичной продуктивностью***. Из-за того что часть энергии всегда расходуется продуцентами на дыхание, валовая первичная продукция примерно на 20% выше, чем чистая первичная продукция. Следует заметить, что наземные растения фиксируют не более 1—2% поступающей на Землю солнечной энергии (а цианобактерии и водоросли — сотые доли процента).

При поедании одних организмов другими органическое вещество переходит на следующий трофический уровень. Общее количество органики, накопленной гетеротрофами, называется *вторичной продукцией*. Поскольку гетеротрофы дышат и выделяют непереваренные остатки, на каждом трофическом уровне часть энергии теряется.

Установлено, что при переходе на каждый следующий трофический уровень 90% энергии тратится на обеспечение процессов жизнедеятельности. Эта закономерность получила название «правило 10 процентов» или *правило экологической пирамиды*. Поэтому пищевая цепь не может содержать больше 5—6 звеньев.

Детритные пищевые цепи (*цепи разложения*) начинаются с детрита — отмерших остатков растений, трупов и экскрементов животных.

В отличие от пастбищных пищевых цепей, у которых первое звено всегда продуцент, детритные пищевые цепи (рис. 79) начинаются от детрита, идут к микроорганизмам, которые им питаются, а затем к детритофагам и к их потребителям — хищникам.

Принципиальное различие в функционировании пастбищной и детритной пищевых цепей состоит в том, что в первой энергия органики из фекалий и мёртвых организмов теряется, а во второй нет.

Пищевые цепи не изолированы одна от другой, а тесно переплетаются друг с другом, образуя так называемые пищевые сети. Пищевая сеть показывает пищевые взаимоотношения продуцентов, консументов и редуцентов в экосистеме.

Экологические пирамиды. Трофическую структуру экосистемы обычно отображают графическими моделями в виде



Рис. 78. Пастбищные пищевые цепи





Рис. 79. Детритные пищевые цепи

экологических пирамид. Выделяют три основных типа экологических пирамид, отражающих число особей (пирамида чисел), количество их биомассы (пирамида биомасс) или заключённой в них энергии (пирамида энергии) на каждом трофическом уровне и указывающих на понижение всех показателей с повышением трофического уровня.

Пирамида чисел (*численностей*) отражает численность отдельных особей на каждом уровне. Как правило, чем выше трофический уровень, тем меньше численность составляющих его организмов.

Приведём пример: пусть в основании пирамиды будет около 1000 т травы — столько будут весить сотни миллионов отдельных травинок. Этой растительностью смогут прокормиться 27 млн особей саранчи, которых в свою очередь могут употребить в пищу около 90 тыс. лягушек. Сами лягушки могут служить едой 300 язям в пруду. А это количество рыбы может съесть за год один человек! Как видите, в основании пирамиды находятся несколько сотен миллионов особей, а на её вершине — всего одна.

Но бывают и исключения из этого правила — в этом случае пирамида чисел может быть ***перевёрнутой***. Это можно наблюдать в лесу, где на одном дереве

живут насекомые, которыми питаются насекомоядные птицы. В этом случае численность продуцентов меньше, нежели консументов (рис. 80).

Пирамида биомасс показывает соотношение между продуцентами и консументами, выраженное в их массе.

Обычно в наземных биоценозах общая масса продуцентов больше, чем консументов I порядка, а их общая масса, в свою очередь, превышает массу консументов II порядка и т. д. Если организмы не слишком различаются по размерам, то на графике, как правило, получается ступенчатая пирамида с сужающейся верхушкой.

Для многих водных экосистем характерна перевёрнутая пирамида биомасс. Это объясняется тем, что продуценты (фитопланктонные водоросли) очень быстро размножаются делением, а их потребители (зоопланктонные ракообразные, рыбы) хотя и крупнее их, но имеют длительный цикл воспроизводства. Поэтому благодаря высокой продуктивности фитопланктона общая его масса в данный момент может быть меньше, чем у потребителей-консументов (рис. 81).

Пирамида энергии отражает величину потока энергии через последовательные трофические уровни, т. е. скорость прохождения массы пищи через пищевую цепь.

Пирамида энергии не может быть перевёрнутой, так как с одного трофического уровня на другой через пищевые цепи переходит в среднем около 10% энергии, поступившей на предыдущий уровень экологической пирамиды, а остальное тратится на обеспечение процессов жизнедеятельности (рис. 82).

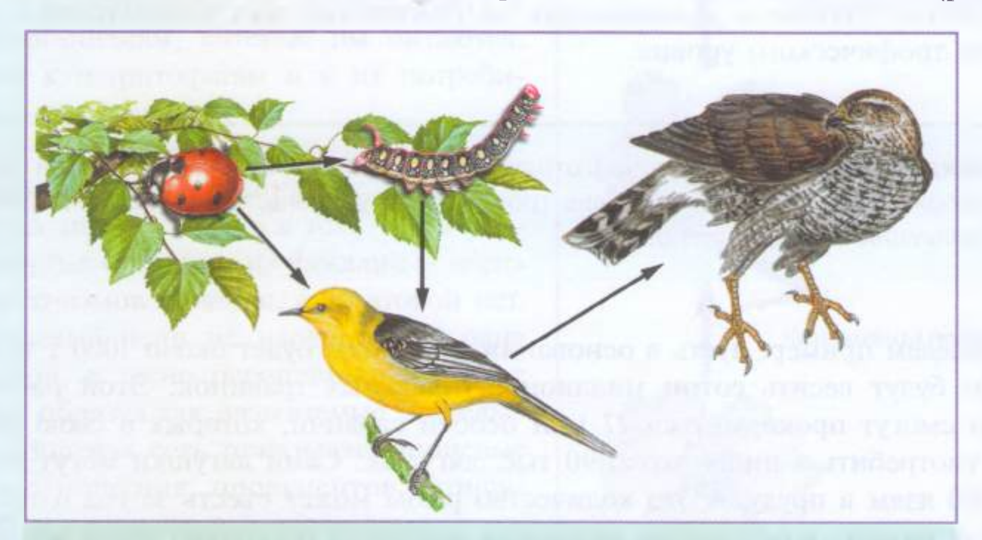


Рис. 80. Ситуация, при которой пирамида чисел может быть перевёрнута: на одном дереве (продуценте) может обитать несколько видов насекомых-фитофагов (консументов I порядка) и несколько видов консументов II порядка

В результате процессов обмена организмы теряют в каждом звене пищевой цепи около 90% всей энергии. Следовательно, для получения, например, 1 кг окуней должны быть израсходованы приблизительно 10 кг рыбьей молоди, 100 кг зоопланктона и 1000 кг фитопланктона.

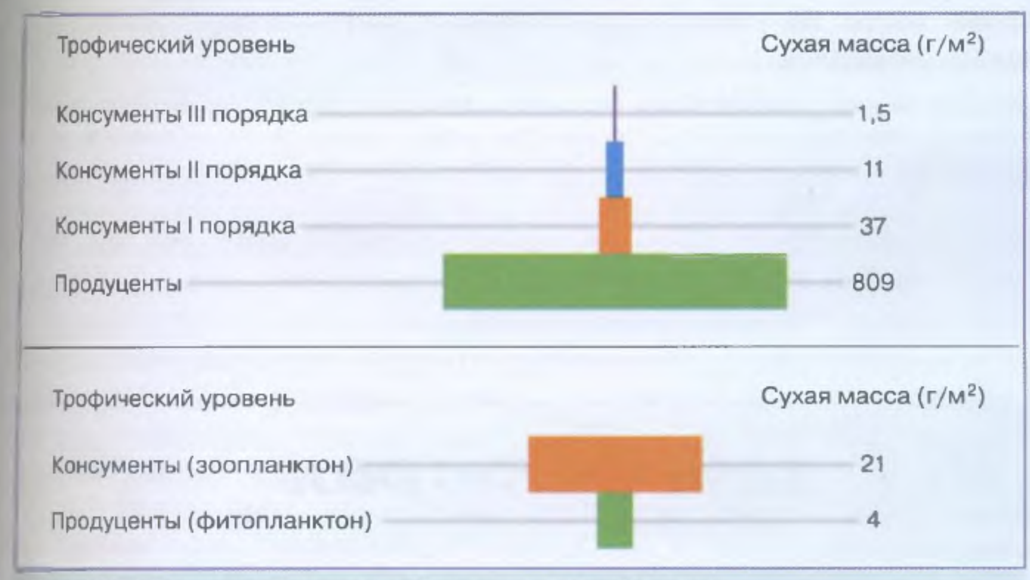


Рис. 81. Пирамида биомасс, обычная и перевёрнутая

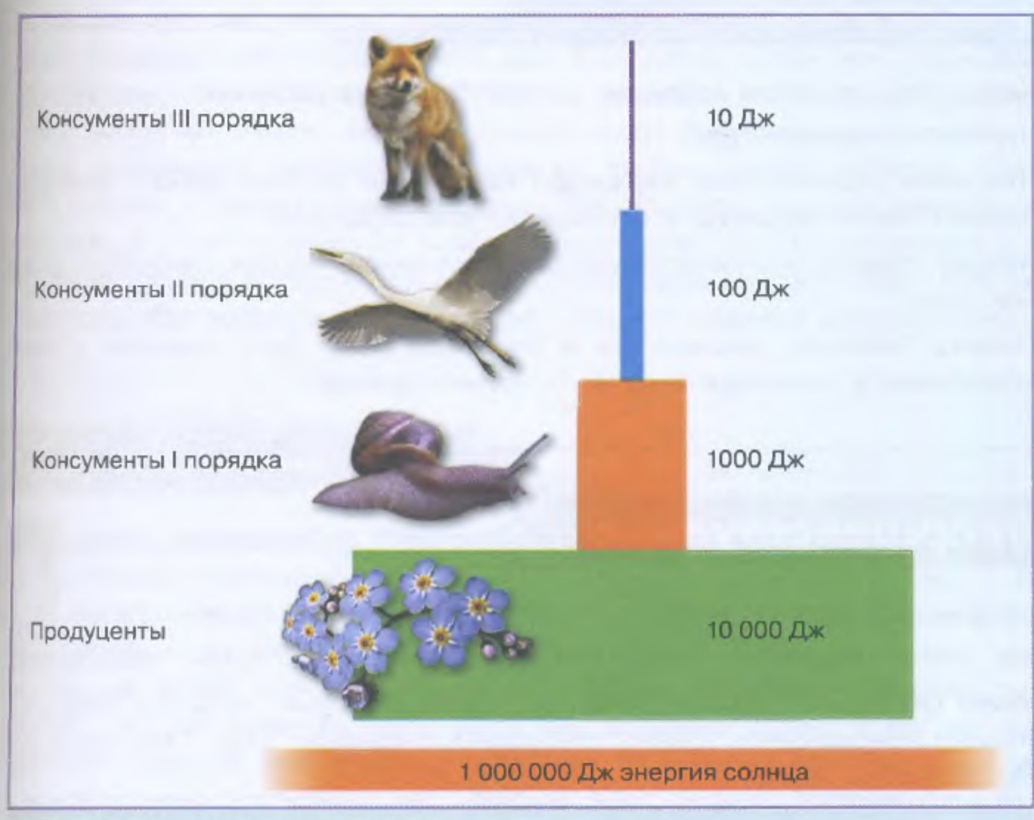


Рис. 82. Пирамида энергии

Таким образом, на структуру экосистемы в большей степени оказывает влияние не количество фиксированной энергии, а скорость продуцирования пищи.



ПИЩЕВАЯ ЦЕПЬ: ДЕТРИТНАЯ, ПАСТБИЩНАЯ • ПИРАМИДА: ЧИСЕЛ, БИОМАСС, ЭНЕРГИИ

ПОДУМАЙТЕ

Какая доля энергии поступит на IV трофический уровень при условии, что её общее количество на I уровне составляло 500 кДж?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какие типы пищевых цепей вы знаете? В чём их различия?
2. Что такое пищевая сеть?
3. Что такое экологическая пирамида? Какие типы экологических пирамид вы знаете? Какие процессы в сообществе они отражают?
4. Какому правилу подчиняется изменение величины потока энергии по пищевой цепи?
5. Почему пирамиды численности и биомассы могут быть прямыми и перевёрнутыми, а пирамида энергии — только прямой?

Совершенствуемся

Постройте пирамиду биомассы для следующей пищевой цепи:

Злаки ⟶ саранча ⟶ лягушки ⟶ ужи ⟶ орёл-змееяд,

учитывая следующие условия: животные каждого уровня питаются только организмами предыдущего уровня, соблюдается правило 10%, биомасса растений составляет 60 т.

Обсуждаем

Используя доступные информационные источники, подготовьте сообщения об особенностях экосистемы «чёрных курильщиков». Обсудите с учащимися класса, по каким причинам эти экосистемы процветают.

На больших глубинах Океана, куда никогда не проникает солнечный свет и где вся фауна питается остатками отмерших организмов, падающих из богатых жизнью верхних слоёв воды, численность и биомасса животных очень малы. Рифтовые зоны с их горячими вулканическими газами, содержащими большие концентрации сероводорода, тяжёлых металлов и других ядовитых для большинства организмов соединений, казалось, должны быть долинами смерти среди и так не слишком богатых жизнью морских глубин.

Однако в 70-х гг. было совершено открытие, которое перевернуло многие представления учёных. Возле Галапагосских островов на глубине от 2 до 4 тысяч м были обнаружены разломы, а на дне находились маленькие гейзеры — гидротермы. Морская вода, попадая в разломы земной коры, испарялась вместе с различными газами через небольшие конусы высотой до 40 м. Их назвали «чёрными курильщиками» из-за того, что они выбрасывали пар чёрного цвета. Невероятным было то, что в такой среде, наполненной сероводородом, тяжёлыми металлами и различными ядовитыми веществами, процветает бурная жизнь.

На поверхностях «чёрных курильщиков» были найдены бактерии, покрывающие сплошным слоем поверхность дна. Ещё одним открытием стали *вестиментиферы* — причудливые животные, не имеющие рта (а вместо кишечника у них замкнутый мешок, внутри которого живут бактерии-хемосинтетики, которые синтезируют органику и кормят ею своих хозяев). Биологов обрадовала находка усоногих рачков из рода *Vulcanolepa*s, которые считались вымершими, а также необычных крабов, десятиногих раков, осьминогов и рыб из семейства бельдюговых (*Zoarcidae*). Всего было описано около 500 видов животных, обитающих в экстремальных условиях «чёрных курильщиков».

Это интересно



Правило оптимального фуражирования. Как вы уже убедились из иллюстраций, приведённых выше, обычно консументы употребляют в пищу представителей разных видов. Следовательно, у каждого хищника всегда есть выбор — на какую именно добычу охотиться в данный момент времени. Тем не менее если пронаблюдать за определёнными хищниками, то мы увидим, что, как правило, чаще всего они добывают одних и тех же жертв. Например, летучая мышь рыжая вечерница при одновременном нахождении в воздухе таких насекомых, как майские жуки, ночные бабочки-совки и комары-звонцы, отдаёт предпочтение бабочкам. Но почему? Ведь майский жук

является куда более крупной добычей, а комаров-звонцов, хоть они и мелкие, всегда во много раз больше, чем других пригодных в пищу насекомых!

Этот вопрос в своё время заинтересовал и двух американских биологов — *Роберта Макартура* и *Эрика Пианку*. И вот они, проведя ряд исследований, смогли понять, почему так происходит. Результаты своей работы учёные сформулировали в виде *правила оптимального фуражирования*, которое можно представить в виде формулы

$$V = E/(t_1+t_2) \rightarrow max,$$

где

V — скорость потребления энергии,

E — количество энергии, заключённой в добыче, её энергетическая ценность,

t_1 — время поиска добычи,

t_2 — время обработки добычи.

Как следует понимать эту формулу? Мы знаем, что каждый тип добычи может обеспечить хищника определённым количеством энергии (E). Но для того чтобы получить её, хищник должен потратить какое-то время на выполнение двух задач, а именно: найти жертву (на это будет затрачено время t_1), а затем поймать и съесть её (это произойдёт за время t_2). Получается, что скорость потребления энергии хищником (V) будет равна заключённой в жертве энергии E, делённой на сумму времени поиска и обработки добычи.

Согласно правилу оптимального фуражирования поведение животных будет развиваться в направлении выработки такой стратегии, которая обеспечит самую высокую скорость потребления энергии. Ну а, как мы видим из формулы, величина этой скорости будет тем больше, чем меньше будет знаменатель.

То есть если на поиск и обработку одного вида добычи хищник затрачивает больше энергии, чем на поиск и обработку другого, то он постарается исключить из своего рациона первую разновидность жертвы.

Теперь если мы вернёмся к примеру с рыжей вечерницей, то сразу поймём, почему она не любит охотиться за жуками и комарами. В первом случае летучая мышь легко найдёт добычу, т. е. t_1 будет маленьким, но поймать и убить манёвренного жука, обладающего твёрдым панцирем, будет непросто, т. е. t_2 будет значительным. В случае с комарами всё будет наоборот — их просто поймать и убить, но из-за маленьких размеров сложно искать. И лишь охотясь на бабочку, рыжая вечерница может достигнуть максимального значения V, поскольку её легко и обнаружить, и обработать.

Интересно, что человеческая хозяйственная деятельность во многом также подчиняется правилу оптимального фуражирования. Например, большинство из нас покупает продукты питания в ближайшем по отношению к дому или месту работы магазине (чтобы уменьшить t_1) и выбирает обычно такие, которые не требуется долго готовить (для того чтобы уменьшить t_2). Зная об этом, архитекторы, планирующие городскую застройку, размещают продуктовые магазины поближе к жилым домам, а компании, производящие продукты питания, разрабатывают всё новые и новые блюда быстрого приготовления.

Круговорот веществ и превращение энергии в экосистеме

§ 22

Вспомните:

1. Какие организмы называют продуцентами, консументами и редуцентами? Какую роль они играют в экосистеме?
2. Какова роль пищевых цепей в экосистеме?

Потоки энергии и вещества в экосистемах. Вы уже знаете, что в экосистемах постоянно происходят сложные процессы вещественно-энергетического обмена между живой и неживой природой.

Поток энергии в экосистеме — это её переход от организмов одного уровня к обитателям следующего в форме химических связей органических соединений (пищи).

Поток вещества представляет собой перемещение веществ в форме химических элементов (и их соединений) от продуцентов к редуцентам и далее через химические реакции, происходящие без участия живых организмов, вновь к продуцентам.

Поток энергии и поток вещества — это не тождественные, но тесно взаимосвязанные понятия. Дело в том, что на всех трофических уровнях, за исключением первого, энергия, необходимая для жизнедеятельности организмов, передаётся в форме химических связей веществ из потреблённой пищи.

Во многих пастбищных экосистемах (а их, как вы помните, на нашей планете значительно меньше, чем детритных) продуцентами являются зелёные растения, способные для своей жизнедеятельности непосредственно использовать солнечную энергию. Она, в отличие от веществ, которые передаются по замкнутым циклам и многократно циркулируют между организмами и окружающей средой, может быть использована только один раз.

Особенности переноса энергии в экосистеме. Существование всех экосистем зависит от постоянного притока энергии, которая необходима организмам для поддержания их жизнедеятельности и самовоспроизведения.

Перенос энергии в сообществе в основном происходит через пищевую цепь. При этом такой перенос, осуществляемый с одного трофического уровня на другой, никогда не бывает полным. Часть энергии теряется в процессе биохимической трансформации пищи, а часть вообще не усваивается организмом и выводится из него с экскрементами.

Кроме того, далеко не все организмы данного трофического уровня будут съедены потенциальными хищниками, и, следовательно, не вся энергия, запасённая в их тканях, перейдёт на следующий трофический уровень. Наконец, много энергии, полученной с пищей, тратится на работу, которую выполняет животное, перемещаясь, охотясь, строя гнездо или производя иные действия.

Энергия, заключённая в мёртвом органическом веществе (экскременты, трупы животных, листовой опад и т. д.), рано или поздно будет полностью использована, даже если ей для этого потребуется пройти несколько раз через систему редуцентов. Исключением являются лишь те случаи, когда местные абиотические условия весьма неблагоприятны для процесса разложения (затруднённость доступа кислорода, необходимого для нормального гниения, вечная мерзлота, губительная для большинства редуцентов). В этой ситуации накапливаются залежи не полностью переработанного высокоэнергетического вещества, которые при подходящих условиях со временем могут превратиться в горючие ископаемые — нефть, уголь, торф.

Таким образом, энергия не может передаваться по замкнутому кругу. Исходно она доступна для живых организмов в форме солнечного света и может быть превращена в энергию химических связей в процессе фотосинтеза. Расходуясь затем в виде химической энергии, она в конце концов полностью уходит из экосистемы, превращаясь в тепло или сохраняясь в виде органогенных полезных ископаемых.

Круговорот вещества. Биологическое вещество, производимое продуцентами, и запасённая в нём энергия являются источником жизни для всех видов, составляющих сообщество. Передаваясь по цепям питания, вещество, как и энергия, претерпевает ряд превращений. Часть его может использоваться как материал для строительства тел организмов, питающихся растениями (которые, в свою очередь, поставляют такой же «строительный материал» хищникам). Из-за того, что все живые существа смертны, биологическое вещество в конечном счёте достаётся редуцентам, участвующим в превращении сложных органических соединений в простые, которые вновь используются растениями. Именно так и происходит круговорот вещества в экосистеме.

Необходимые для жизни соединения условно называют **биогенными** (от греч. *bios* — жизнь и *genos* — давать) **элементами** или питательными веществами. Среди них различают две группы: **макротрофные** и **микротрофные вещества**.

К *макротрофным* веществам относят элементы, которые составляют химическую основу тканей живых организмов. Это углерод, водород, кислород, азот, фосфор, калий, кальций, магний, сера.

Микротрофные вещества включают в себя элементы, необходимые для существования живых систем, но в исключительно малых количествах. Это железо, марганец, медь, цинк, бор, натрий, молибден, хлор, ванадий и кобальт.

В отличие от энергии биогенные элементы могут использоваться неоднократно, т. е. они тоже образуют глобальные биогеохимические круговороты. Однако запас биогенных элементов в экосистеме непостоянен, поскольку там

всё время идёт процесс связывания некоторой их части в виде живой биомассы. Этот процесс снижает количество биогенов, остающееся во внешней среде экосистемы. И если бы редуценты не разлагали мёртвую органику, запас биогенных элементов исчерпался бы и жизнь на Земле прекратилась бы. Отсюда можно сделать вывод, что активность гетеротрофов, и в первую очередь организмов, функционирующих в детритных цепях, — это решающий фактор сохранения круговорота биогенных элементов и, следовательно, жизни на нашей планете (рис. 83).

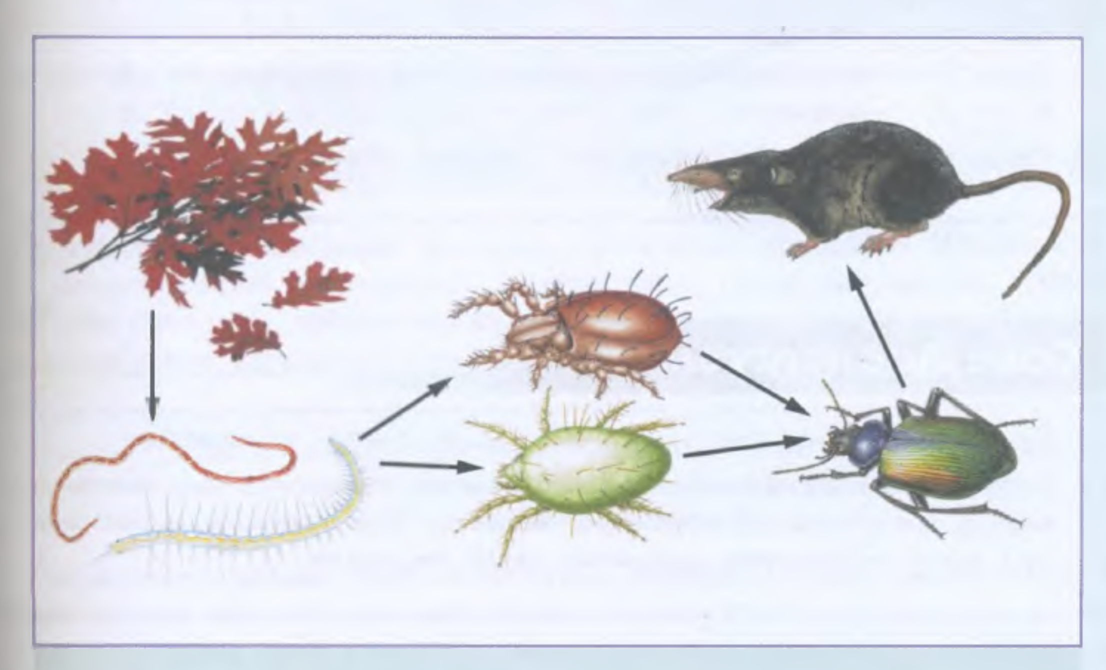


Рис. 83. Роль гетеротрофов в природе: утилизация отмершей органики осуществляется нематодами и малощетинковыми червями, которые служат пищей для клещей, а ими, в свою очередь, питается жужелица, на которую охотится землеройка

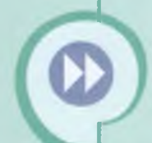
ПОТОК: ВЕЩЕСТВА, ЭНЕРГИИ • БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ • МАКРОТРОФНЫЕ ВЕЩЕСТВА • МИКРОТРОФНЫЕ ВЕЩЕСТВА



ПОДУМАЙТЕ

Будет ли сохраняться устойчивость экосистемы, если продукция данного трофического уровня превысит пищевые потребности организмов следующего уровня? Какие процессы могут происходить в этих случаях?

Моя лаборатория



Тренируемся

1. В чём заключаются сходство и различия потоков энергии и вещества в экосистеме?
2. Какие вещества называются биогенными?
3. Какие типы организмов играют основную роль в поддержании круговорота биогенных элементов?
4. Какое значение имеет круговорот биогенных веществ в природе?



Совершенствуемся

1. Предложите схему, показывающую перенос энергии в экосистеме.
2. Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающей круговорот веществ. Для примеров, иллюстрирующих карту, используйте организмы своей местности.



Обсуждаем

Общая годовая продукция наземной растительности оценивается приблизительно в 180—200 млрд т. Основная её доля приходится на тропический пояс. Годовая продукция фитомассы Океана составляет около 50—100 млрд т. Таким образом, хотя Океан занимает более $^2/_3$ поверхности земного шара, он даёт только $^1/_3$ всей продукции биосферы.

В Океане основными продуцентами биомассы являются одноклеточные растительные организмы — фитопланктон. Они обладают большой скоростью воспроизводства, поэтому их годовая продукция в десятки и сотни раз превышает запас их фитомассы. Но вся первичная продукция быстро вовлекается в цепи питания, поэтому накопление фитомассы незначительно. В то же время в Океане происходит накопление зоомассы. Значит, здесь пирамида биомасс будет перевёрнутой, в то время как на суше она прямая.

Объясните, какое значение в природе имеют эти закономерности.

Экологическая сукцессия. Последствия влияния деятельности человека на экосистемы

§ 23

Вспомните:

1. Что называют трофической структурой сообщества?
2. Какие экологические факторы вам известны?
3. Какое тело на нашей планете называют биокосным?

Сукцессия. В экосистемах постоянно происходят изменения. Изменяется их видовой состав, численность тех или иных групп организмов, трофическая структура, продуктивность и все остальные показатели. Некоторые изменения носят случайный характер, а некоторые — закономерный.

Сукцессия (от лат. *successio* — наследие, смена поколений, последовательность) — это закономерное изменение структуры сообщества во времени.

Сукцессией управляет само сообщество, поэтому она не зависит от местоположения или видовой принадлежности составляющих его организмов.

Для того чтобы понять природу экологической сукцессии, представим себе сообщество, в котором суммарная продукция автотрофов в энергетическом выражении точно соответствует энергозатратам, идущим на обеспечение жизнедеятельности составляющих его организмов. В экологии суммарные энергозатраты называют **общим дыханием сообщества.** Биомасса организмов в такой системе остаётся постоянной, а сама система — неизменной, или равновесной, так как процессы продуцирования в экосистеме уравновешиваются общим дыханием сообщества.

Если общее дыхание будет меньше суммарной продукции автотрофов, то это показатель того, что в экосистеме происходит накопление органического вещества, а если больше — его уменьшение. И то и другое будет приводить к изменениям сообщества. При избытке ресурса всегда найдутся виды, которые смогут его освоить, при недостатке — часть видов вымрет.

Такие изменения и составляют сущность экологической сукцессии. Главная особенность этого процесса состоит в том, что изменения сообщества всегда происходят по направлению к достижению равновесного состояния.

Стадии сукцессии. Каждая стадия сукцессии представляет собой сообщество с преобладанием тех или иных видов и жизненных форм. Они сменяют друг друга, пока не наступит состояние устойчивого равновесия.

Различают первичные и вторичные сукцессии.

Первичные сукцессии возникают на субстратах, не затронутых почвообразованием.

Они связаны с формированием не только фитоценоза, но и почвы. Примером первичной сукцессии может являться поселение накипных и листовых лишайников на камнях. Под действием выделений лишайников каменистый субстрат постепенно превращается в подобие почвы, где поселяются уже кустистые лишайники, зелёные мхи, затем травы и другие растения и организмы. Так через серию промежуточных стадий формируются устойчивые сообщества на скалах, песках, на склонах карьеров, где добывались полезные ископаемые.

Вторичные сукцессии развиваются на месте сформировавшихся биоценозов после их нарушения, например в результате засухи, пожара, вырубки леса, сельскохозяйственных работ и т. п.

Примером вторичной сукцессии может служить зарастание небольшого озера с последующим появлением на его месте болота, а затем леса (рис. 84).

Продолжительность сукцессии во многом определяется структурой экосистемы. При первичной сукцессии для развития устойчивого сообщества требуются многие сотни лет. Вторичные сукцессии протекают значительно быстрее. Это объясняется тем, что первичное сообщество оставляет после себя достаточно



Рис. 84. Пример вторичной сукцессии: торфяное болото на месте озера

развитый слой почвы с определённым количеством питательных веществ, что создаёт условия для ускоренного роста и развития новых поселенцев (рис. 85).

Как правило, направление сукцессии задано однозначно. Но иногда изменения в биоценозе зависят от определённых условий, в зависимости от которых сукцессия может пойти разными путями.

Примером может служить заболоченный лиственный лес. В таком лесу идёт конкурентная борьба между древесными породами и сфагнумом: мох создаёт неблагоприятные условия для развития деревьев, особенно молодых, а деревья, поглощая воду, мешают развитию мха. Если влажность почвы по какой-либо причине уменьшится (длительная засуха, мелиоративные работы), то сукцессия пойдёт по пути формирования менее влажного лесного сообщества. Если же влажность будет увеличиваться, то преимущество получит мох и со временем лес превратится в сфагновое болото.

Значение экологических сукцессий. В ходе сукцессии облик сообщества постоянно меняется, как и механизм функционирования экосистемы.

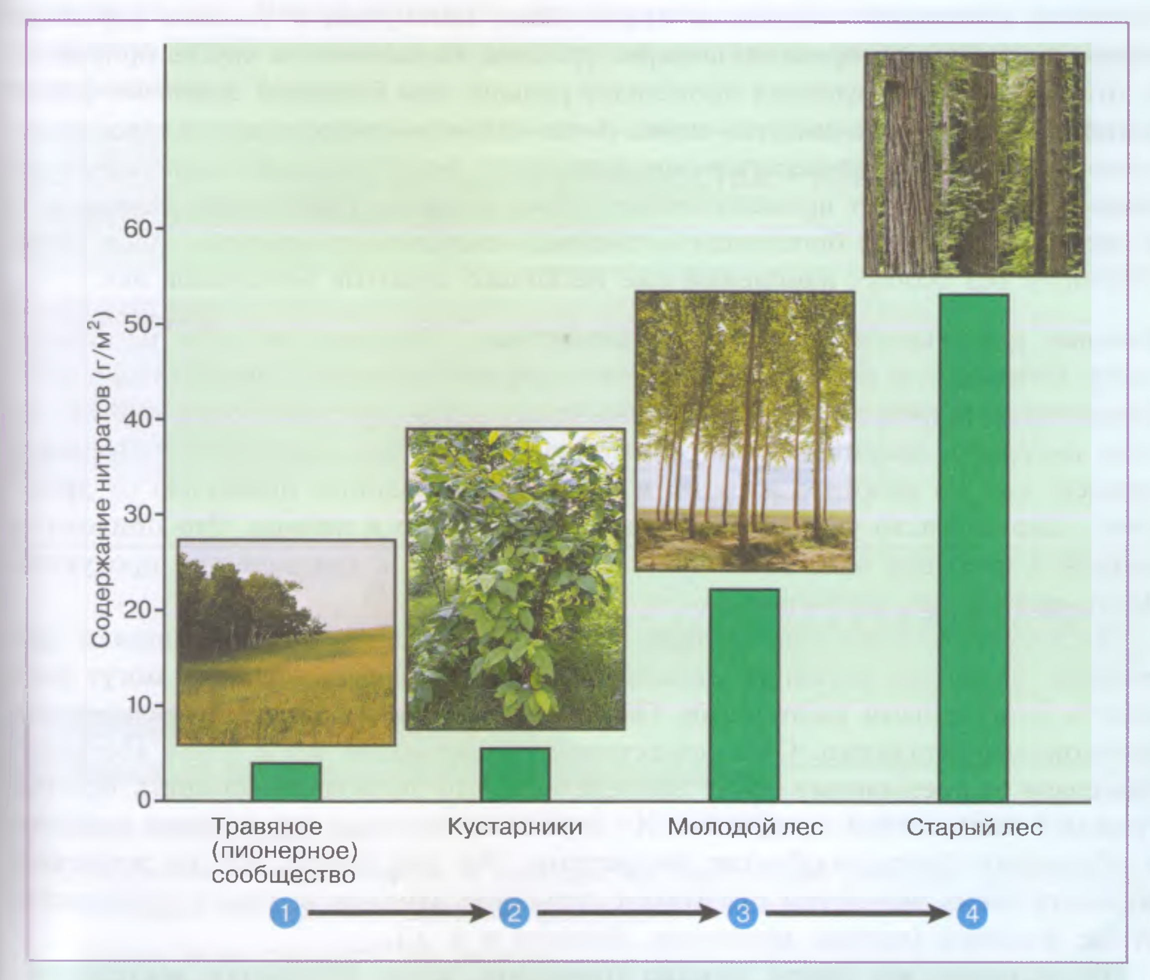


Рис. 85. Факторы, влияющие на скорость протекания вторичных сукцессий: чем выше содержание нитратов в почве, тем быстрее идёт смена стадий сообщества

Поскольку сукцессия — это закономерный и направленный процесс, то общие изменения, происходящие на той или иной её стадии, свойственны любому сообществу. Зрелые стадии сукцессии являются более устойчивыми, чем ранние.

Зрелое, т. е. достигшее состояния равновесия, сообщество отличается от молодого высокой насыщенностью организмами, их разнообразием, а также более развитой трофической структурой и уравновешенностью между энергией, получаемой извне, и энергией, используемой для поддержания жизни. Это позволяет ему противостоять изменениям многих абиотических факторов (например, температуры или влажности) и даже некоторым видам антропогенных загрязнений. Ведь организмы, воздействуя на свою среду, меняют её свойства и делают более приспособленной для жизни. В то же время в зрелом сообществе почти вся энергия, доступная организмам, тратится на поддержание их жизнедеятельности.

Молодые сообщества, наоборот, более уязвимы по отношению к внешним воздействиям. Однако молодое сообщество способно продуцировать новую биомассу в бóльших количествах, чем зрелое.

Следует отметить, что в зрелом, достигшем равновесия сообществе экологический круговорот становится практически замкнутым и условия перестают изменяться. Но, как правило, пожары, ураганы, наводнения и другие природные и антропогенные нарушения происходят раньше, чем биоценоз достигнет равновесия, и сукцессия начинается снова. А так как весь сукцессионный цикл может происходить несколько десятков или даже сотен лет, то каждое поколение людей чаще всего наблюдает промежуточные стадии развития сообщества. Однако есть и весьма устойчивые биоценозы — таковы, например, тропические леса, существующие без особых изменений уже несколько десятков миллионов лет.

Влияние деятельности человека на экосистемы. Человек активно использует ресурсы экосистем для удовлетворения своих потребностей. Он не только часто хищнически использует продукцию биоценозов, но, преследуя свои экономические интересы, заменяет естественные экосистемы искусственными. Приведём пример: как вы помните из § 18, в погоне за временной прибылью от древесины человек часто уничтожает леса на склонах гор и холмов. Это приводит к водной и ветровой эрозии почвы и соответственно к уменьшению продуктивности равнинных районов.

Леса представляют для человека ценность не только как поставщики древесины, но и как источник дополнительных площадей, которые могут быть заняты культурными растениями. Однако агроценозы являются молодыми сукцессионными стадиями. Они искусственно поддерживаются в таком состоянии благодаря непрерывному труду земледельца, что позволяет собирать богатый урожай в виде чистой продукции. Но огромные площади агроценозов приводят к обеднению биоразнообразия экосистемы. Вы уже знаете, что на жизнеспособность таких экосистем оказывают серьёзное влияние внешние неблагоприятные факторы (погода, вредители, болезни и т. д.).

Из истории мы знаем немало примеров, когда бездумная деятельность человека приводила к разрушению естественных экосистем, на месте которых возникали безжизненные пустыни, что влекло за собой исчезновение целых

цивилизаций, процветавших ранее. Именно так исчезли с лица земли города-государства индейцев майя, кхмерская империя Камбуджадеша, могущественная держава Хорезм в Средней Азии и т. п. (покажите на карте, где находились перечисленные исчезнувшие государства). Кроме того, сейчас учёные предполагают, что кризис, вызванный нерациональным природопользованием в сочетании с изменением климата, погубил множество человеческих поселений — от некоторых городов Римской империи до посёлков викингов на территории Гренландии.

Естественные экосистемы представляют собой более старые, более разнообразные и более стабильные сообщества. Поэтому чрезвычайно важно, чтобы обоим типам экосистем человек уделял одинаковое внимание.

Даже сегодня, несмотря на пропаганду «природоохранного сознания» среди жителей различных стран и комплекс весьма действенных мер по охране экосистем, люди всё ещё слабо осознают последствия вторжений в биоценозы, совершаемых в погоне за экономической выгодой. Необходимо понимать, что разрушение природных экосистем оказывает неблагоприятное воздействие на каждого из нас. Важно сохранить естественные экосистемы и в то же время превратить агробиоценозы в гармонические составные части общего природного ландшафта Земли.

СУКЦЕССИЯ • ОБЩЕЕ ДЫХАНИЕ СООБЩЕСТВА • ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ СУКЦЕССИЯ



ПОДУМАЙТЕ

Что характерно для искусственно созданных экосистем и с какими трудностями приходится сталкиваться человеку для поддержания целостности таких сообществ?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Что такое сукцессия?
2. Возможно ли равновесие в сообществе, где общее дыхание организмов не равно по величине валовой продукции?
3. Какие виды сукцессий вы знаете?
4. В чём различия между первичной и вторичной сукцессией? Приведите примеры.

5. Какими факторами определяется продолжительность сукцессии?

6. В чём разница между молодым и зрелым сообществами?



Совершенствуемся

Используя дополнительные источники информации, подготовьте сообщение на тему «Влияние деятельности человека на экосистему моего города (края)». Представьте сообщение в виде презентации.



Это интересно

Трагедия острова Пасхи. Примером того, как гибель естественных экосистем может привести к исчезновению цивилизации, может послужить трагическая история племенного союза Рапануи, который некогда располагался на острове Пасхи (известном своими уникальными каменными скульптурами моаи, которые представляют собой изображения племенных вождей). Когда в 1722 г. голландский путешественник *Якоб Роггевен* открыл его, то он описал этот остров как землю «...с пожухлой и чахлой травой, лишённую каких-либо деревьев или кустов выше 3—4 м», без уникальной местной фауны (которая в норме есть на любом пригодном для жизни острове Тихого океана). Увидев моаи, Роггевен так и не понял, каким образом туземцы при полном отсутствии лесов, где можно было бы найти тяжёлые и толстые брёвна, пригодные для изготовления необходимых при транспортировке конструкций и механизмов, смогли поднять и установить этих колоссов. Немногочисленные местные жители ничего не могли рассказать ему об этом: последнюю скульптуру на острове установили задолго до рождения самого старого на тот момент аборигена. И хотя на острове были надписи, выполненные при помощи загадочных символов, никто из островитян не мог их прочитать.

Позже те учёные, которые посетили остров Пасхи, согласились с вердиктом, вынесенным Роггевеном, — предки нынешних островитян были куда более развиты в культурном и цивилизационном плане, чем их потомки. Но почему же произошла такая быстрая деградация некогда могущественного и развитого протогосударства Рапануи? На этот вопрос удалось ответить лишь в XX в., когда учёные, проведя комплексное исследование, смогли выяснить, каким остров был в тот момент, когда на него приплыли первые жители.

Биологи, изучив растительную пыльцу в почвенных отложениях, выяснили, что к моменту заселения острова на нём росло 48 местных видов растений, среди которых было около двух десятков древесных форм. Выявив закономерности распределения древесной пыльцы, они поняли: в то время бóльшая часть острова была покрыта лесами. Найденные в мусорных кучах около древних поселений кости свидетельствовали о том, что некогда на острове обитало более 30 видов наземных и морских птиц (цапли, попугаи, альбатросы, олуши, фрегаты, глупыши, буревестники, качурки, крачки, фаэтоны). На побережье острова жили тюлени, морские черепахи и, возможно, крупные ящерицы.

Почему же всё это исчезло к моменту открытия острова европейцами? Потому что, как установили учёные, прибыв на остров, первые поселенцы начали вырубать леса как для хозяйственных нужд (кораблестроение, строительство жилищ, транспортировка моаи и т. п.), так и для освобождения мест под посевы сельскохозяйственных культур. В результате интенсивной вырубки, продолжавшейся в течение столетий, лес был полностью изведён (последнее дерево было срублено в 1600 г.). После этого началась ветровая эрозия почв, уничтожившая плодородный слой, а также произошло резкое сокращение вылова рыбы из-за отсутствия леса для строительства лодок. Всё это привело к снижению производства продовольствия. В результате были съедены практически все обитавшие на острове животные и птицы, после чего среди жителей некогда процветавшего острова начался массовый голод.

Следствием голода стали многочисленные войны, сопровождавшиеся каннибализмом, в результате чего численность островитян всего лишь за несколько десятилетий сократилась более чем на 70%. Одновременно наблюдался упадок культуры, поскольку во время голода прежде всего погибли те, кто сам непосредственно не производил продукты питания, — скульпторы, художники, жрецы.

Вместе с ними погибли технологии производства скульптур и письменность. И если первую в конце XX в. удалось восстановить, то рапануйская письменность до сих пор остаётся нерасшифрованной. Поэтому неудивительно, что в 1722 г. первый европеец, ступивший на остров, увидел там пустыню, населённую доведёнными до отчаяния из-за постоянного голода людьми. Вот так необдуманное уничтожение естественных экосистем привело к гибели некогда одного из самых высокоразвитых племенных союзов островитян Тихого океана, который был уже в полушаге от создания государства.

Следует заметить, что сейчас администрация острова Пасхи (который с 1888 г. принадлежит Чили) проводит мероприятия, направленные на восстановление лесов. В настоящее время на острове можно видеть посадки деревьев, которые интродуцированы с других островов Океании, а также из Южной Америки, Австралии и Европы. В некоторых местах туристы, прибывшие на остров, смогут даже увидеть настоящие низкорослые леса австралийской акации (*Acacia melanoxylon*), а также плантации хлебного дерева и кокосовой пальмы. По мнению большинства экологов, восстановление лесов на острове Пасхи идёт достаточно успешно, однако это уже совсем не те леса, которые встретили первых поселенцев около полутора тысяч лет назад. Их уже никто никогда не сможет восстановить.

Проводим исследование

Выполните лабораторную работу № 6 «Моделирование структур и процессов, происходящих в экосистемах (на примере аквариума)» на с. 267.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ 3

Совокупность популяций образует целостные биотические сообщества — экосистемы. На экосистемном уровне изучаются взаимоотношения организма и среды, условия, определяющие продуктивность сообществ, их устойчивость, а также влияние на них деятельности человека.
На нашей планете существует четыре основные среды обитания: водная, наземно-воздушная, почвенная и среда, образуемая самими живыми организмами. Все факторы среды подразделяются на три основные группы: абиотические, биотические и антропогенные.
Экологическая ниша определяется совокупностью всех жизненных условий, необходимых для существования того или иного вида, а также ролью вида в биологическом сообществе.
Экосистема, биогеоценоз, биосфера — крупные природные системы, обладающие рядом собственных свойств и функционирующие как целостные природные объекты. Соотношение элементов природных экосистем определяет их структуру (видовую, пространственную, трофическую), от которой зависят особенности переноса энергии и круговорота веществ.
По типу питания организмы делятся на автотрофов и гетеротрофов.
Основным каналом переноса энергии в сообществе является пищевая цепь. Перенос энергии по пищевой цепи никогда не бывает полным: часть её рассеивается. Изменения интенсивности потоков энергии приводят к характерным соотношениям численности и биомассы организмов, занимающих разные трофические уровни. Чем выше трофический уровень, тем ниже общая биомасса и численность составляющих его организмов. Важнейшим показателем сообщества является его продуктивность.



Сообщества изменяются во времени. В ходе этих изменений, называемых сукцессией, дости-гается сбалансированность и повышается устойчивость природных систем.
Некоторые экологические проблемы, существующие сегодня, являются следствием неразумной хозяйственной деятельности человека в погоне за экономической выгодой. Разрушение природных экосистем оказывает неблагоприятное воздействие на условия жизни каждого из нас.

ГЛАВА 4
БИОСФЕРНЫЙ УРОВЕНЬ


Пьер Тейяр де Шарден

Все биогеоценозы нашей планеты образуют единую глобальную экосистему — биосферу. Она представляет собой целостную сложно организованную систему, которая развивается как по своим внутренним законам, так и под действием внешних, в том числе космических, сил.

Биосфера является продуктом эволюции Земли и Солнечной системы. Под влиянием живых организмов в биосфере постоянно происходит обмен веществ.



Биосфера — это не только область распространения жизни, но и результат её функционирования. Начиная с момента зарождения жизнь постоянно развивается и усложняется. Оказывая воздействие на окружающую среду, живые организмы изменяют её, вызывая эволюцию биосферы.

ВЫ УЗНАЕТЕ:
- о биогеохимических циклах в биосфере;
- об основных этапах и закономерностях эволюции биосферы;
- о месте и роли человека в биосфере;
- о ноосфере как стадии разумного преобразования биосферы человеком;
- об основах рационального природопользования;
- об эволюции взглядов на возникновение и развитие жизни;
- об основных этапах развития жизни на Земле.

ВЫ НАУЧИТЕСЬ:
- объяснять родство живых организмов с научной точки зрения;
- анализировать и оценивать современные представления о происхождении и эволюции жизни и человека на Земле; глобальные экологические проблемы и пути их решения;
- находить и критически оценивать информацию экологического характера в различных источниках (учебниках, справочниках, научно-популярной литературе, компьютерных базах данных, ресурсах Интернета).

§ 24 Биосферный уровень: общая характеристика. Учение В. И. Вернадского о биосфере

Вспомните:

1. Что такое экосистема?
2. Можно ли считать биосферу глобальной экосистемой?

Структура и границы биосферы. Первые представления о биосфере как «области жизни» были высказаны Жаном Батистом Ламарком в начале XIX в. Термин **биосфера** был введён в 1875 г. австрийским геологом *Эдуардом Зюссом*, который понимал под ним область взаимодействия основных оболочек Земли: атмосферу, гидросферу и литосферу. В настоящее время в биосферу включают: 1) аэробиосферу — нижнюю часть атмосферы; 2) гидробиосферу — всю гидросферу; 3) литобиосферу — верхние горизонты твёрдой земной оболочки.

В атмосфере верхняя граница жизни теоретически определяется озоновым экраном на высоте 16—20 км. Озон задерживает губительные для живых организмов ультрафиолетовые лучи Солнца.

Вся толща Океана насыщена жизнью целиком. Нижняя граница жизни традиционно определяется дном Океана, максимальная глубина которого в районе Марианской впадины достигает 11 022 м.

В литосфере жизнь в основном сосредоточена в почвенном слое. Однако по отдельным трещинам и пещерам она может проникать на глубину до 7,5 км.



Владимир Иванович Вернадский

Таким образом, на первый взгляд может показаться, что по сравнению с диаметром Земли (13 тыс. км) биосфера — самая тонкая её оболочка (рис. 86). Однако это не так: если посмотреть на максимальное расстояние между верхней и нижней границами, то мы увидим, что биосфера занимает на нашей планете куда больше места, чем гидросфера.

Учение о биосфере. Заслуга создания целостного учения о биосфере принадлежит выдающемуся русскому учёному, академику *Владимиру Ивановичу Вернадскому* (1863—1945). Он определил биосферу как общепланетарную оболочку Земли, где существует или существовала жизнь и которая подвергается или подвергалась её воздействию. Биомассу всех живых организмов Вернадский назвал ***живым веществом*** Земли. Он первым указал на

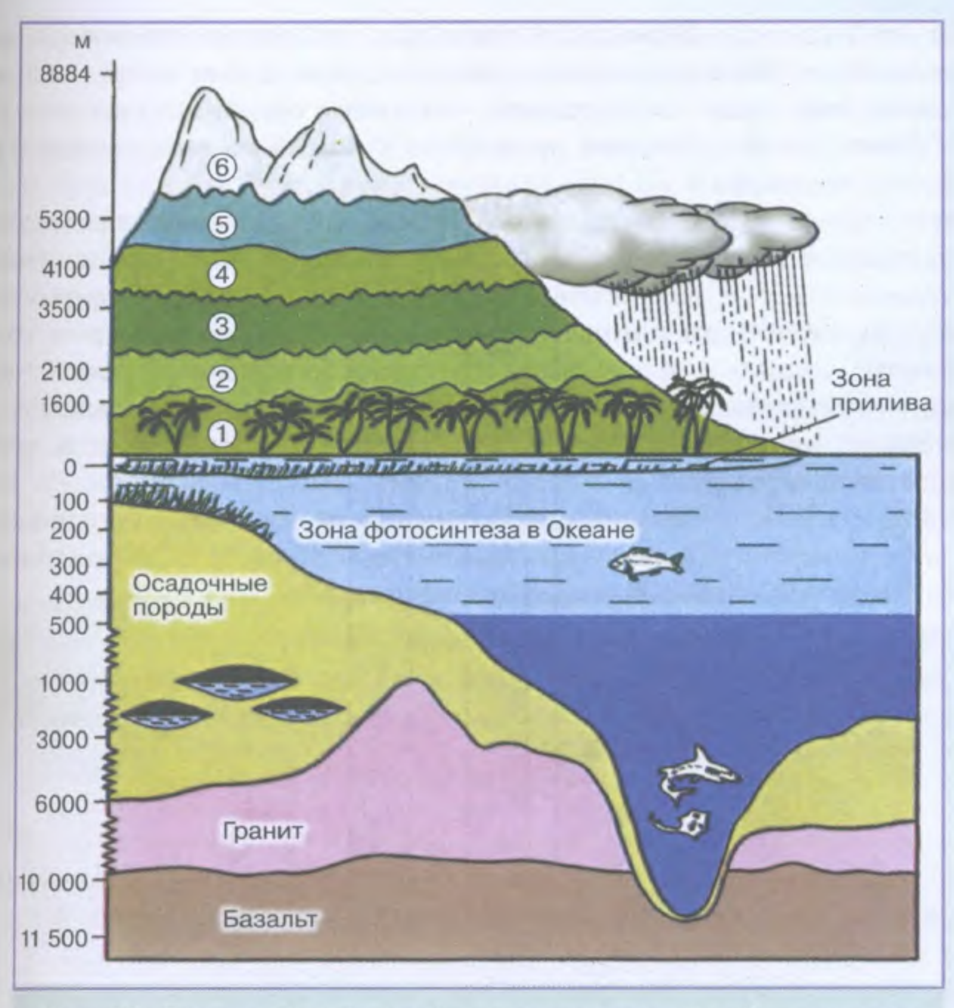


Рис. 86. Границы биосферы: *1* — тропические леса; *2* — широколиственные леса; *3* — хвойные леса; *4* — альпийские луга; *5* — тундра; *6* — льды

исключительную роль живого вещества в процессе развития нашей планеты и доказал, что за миллиарды лет существования живые организмы существенно преобразовали её облик. Из-за их деятельности изменился состав атмосферы, сформировались осадочные горные породы, почвенный покров, стабилизировались круговороты практически всех важных химических элементов.

Итак, согласно учению Вернадского биосфера включает в себя:

1) **живое вещество**, т. е. совокупность всех живых организмов (растения, животные, микроорганизмы);

2) **биогенное вещество**, т. е. органико-минеральные или органические продукты, созданные живым веществом (торф, каменный уголь, нефть);

3) **биокосное вещество**, созданное живыми организмами вместе с неживой (косной) природой (водой, атмосферой, горными породами), — почвенный покров;

4) **косное (мёртвое) вещество**, образованное в результате абиогенных процессов (изверженные горные породы, космическая пыль и т. п.).

Владимир Иванович Вернадский указывал, что «на земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а потому более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы, взятые в целом». Таким образом, живое вещество производит гигантскую геохимическую работу планетарного масштаба.

Важной частью учения Вернадского о биосфере являются представления о её возникновении и развитии. Учёный выделял три этапа эволюции биосферы.

1. *Первый этап* — возникновение жизни и первичной биосферы. Ведущими факторами здесь были геохимические и климатические изменения на Земле.

2. *Второй этап* — усложнение структуры биосферы в результате появления многочисленных и разнообразных эукариотических организмов — как одноклеточных, так и многоклеточных. Движущим фактором здесь выступала биологическая эволюция.

3. *Третий этап* — возникновение человека, человеческого общества и постепенное превращение биосферы в ноосферу. Движущим фактором на этом этапе выступает уже биосоциальная эволюция.

Ноосфера (от греч. *noos* — разум и *sphaira* — шар) — это новое состояние биосферы, при котором деятельность человека становится главным фактором, обуславливающим её развитие.

Понятие «ноосфера» было введено французским математиком *Эдуардом Леруа* и палеонтологом и философом *Пьером Тейяром де Шарденом*. Они характеризовали ноосферу как особый, надбиосферный «мыслительный пласт, который окутывает планету».

В 30—40-х гг. XX в. Владимир Иванович Вернадский развил и углубил учение о ноосфере. Он рассматривал её как высший тип целостности, управляемый за счёт тесной взаимосвязи законов природы, мышления и социально-экономических законов общества. «Человечество, взятое в целом, — писал Вернадский, — становится мощной геологической силой. И перед ним, перед его мыслью и трудом встаёт вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера».

Согласно учению о ноосфере появление на Земле человека означает новый огромный шаг в эволюции биосферы. Вернадский первым указал на то, что человеческий фактор в развитии биосферы становится главенствующим: «Лик планеты — биосфера — химически резко меняется человеком сознательно и главным образом бессознательно. Меняется человеком физически и химически воздушная оболочка суши, все её природные воды».

В настоящее время мы всё лучше осознаём, что дальнейшее неконтролируемое влияние человека на природу таит в себе немалую опасность. Оно может не только привести к локальным экологическим катастрофам, но и угрожать существованию самой биосферы. Именно поэтому неизбежно настанет время, когда дальнейшая эволюция планеты и, следовательно, человеческого общества

будет не происходить стихийно, а направляться разумом. «Биосфера перейдёт так или иначе, рано или поздно в ноосферу. На определённом этапе развития человек вынужден взять на себя ответственность за дальнейшую эволюцию планеты, иначе у него не будет будущего», — утверждал Вернадский.

Учение Вернадского о биосфере заложило основы современных представлений о взаимодействии живой и неживой природы. Его практическое значение заключается в том, что оно является научной основой рационального природопользования и охраны природной среды.

В свою очередь, учение о ноосфере стало венцом научного творчества Вернадского. Ноосферу следует рассматривать как высшую стадию развития биосферы, становление которой связано с развитием общества, оказывающего глубокое воздействие на природные процессы. Для неё будет характерно сохранение всех естественных закономерностей, присущих биосфере, и одновременно формирование новых условий, способствующих всестороннему развитию как всего человечества, так и каждого отдельного человека.

БИОСФЕРА • НООСФЕРА • ЖИВОЕ ВЕЩЕСТВО • БИОГЕННОЕ ВЕЩЕСТВО • БИОКОСНОЕ ВЕЩЕСТВО • КОСНОЕ (МЁРТВОЕ) ВЕЩЕСТВО



ПОДУМАЙТЕ

Масса живого вещества в биосфере ничтожна, она составляет примерно 0,0001% от массы земной коры. Ежегодно в биосфере производится около 0,1% от существующей массы живого вещества. Следовательно, за 10 млн лет через живые организмы проходит масса вещества, равная массе земной коры. Биомасса, произведённая на Земле за последние 600 млн лет, должна была бы покрыть её слоем 2000 км. Почему этого не произошло?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Почему биосферу называют глобальной экосистемой?
2. Что входит в состав биосферы?
3. Каковы границы биосферы?
4. Каковы важнейшие положения учения Вернадского о биосфере?
5. Какова роль живого вещества в эволюции биосферы?
6. Что такое ноосфера и почему возникло это понятие?



Совершенствуемся

1. Используя материал параграфа и дополнительные источники информации, подготовьте презентацию о предпосылках учения о биосфере.

2. Жизнь сосредоточена главным образом на поверхности Земли, в почве и в приповерхностном слое Океана. Общую массу живых организмов оценивают в $2,43 \times 10^{12}$ т. Биомасса организмов, обитающих на суше, на 99,2% представлена зелёными растениями и на 0,8% — животными и микроорганизмами. Напротив, в Океане на долю растений приходится 6,3%, а на долю животных и микроорганизмов — 93,7% всей биомассы. Суммарная биомасса Океана составляет всего $0,03 \times 10^{12}$ т, или 0,13% биомассы всех существ, обитающих на Земле. В то же время более 90% всего живого вещества приходится на наземную растительность.

В распределении живых организмов по видовому составу наблюдается важная закономерность. Из общего числа видов 21% приходится на растения, но их вклад в общую биомассу составляет 99%. Среди животных 96% видов — беспозвоночные и только 4% — позвоночные, из которых десятая часть — млекопитающие. Масса живого вещества составляет всего 0,01—0,02% от косного вещества биосферы.

Какие выводы вы можете сделать из данной информации? Аргументируйте свой ответ.

Обсуждаем

1. Почему считают, что человечество в настоящее время стало силой геологического масштаба?
2. Могут ли люди усовершенствовать биосферу?

Круговорот веществ в биосфере

§ 25

Вспомните:

1. В чём заключаются взаимосвязь и различия потоков энергии и вещества в экосистеме?
2. Какое значение имеет круговорот веществ в экосистеме?
3. Какие организмы играют основную роль в круговороте веществ в экосистемах?
4. Какие вещества называются биогенными?

Главной функцией биосферы В. И. Вернадский считал поддержание глобального биогеохимического круговорота веществ, который заключается в циркуляции химических элементов между атмосферой, литосферой, почвой, гидросферой и живыми организмами.

Круговорот химических веществ из окружающей среды через живые организмы обратно во внешнюю среду с использованием солнечной энергии химических реакций называется **биогеохимическим циклом** (рис. 87).

Энергетической основой существования биогеохимических циклов на Земле и их начальным звеном является процесс фотосинтеза. В то же время каждый новый цикл круговорота не является точным повторением предыдущего. Например, в давние времена в ходе эволюции биосферы часть процессов имела необратимый характер, в результате чего происходили образование и накопление углеводородов (нефть, газ, уголь, торф, горючие сланцы), увеличение количества кислорода в атмосфере и т. д.

Согласно закону глобального замыкания биогеохимического круговорота в биосфере круговороты элементов и веществ осуществляются за счёт саморегулирующих процессов, в которых участвуют все составные части экосистем. Эти процессы являются безотходными.

Закон глобального замыкания биогеохимического цикла в биосфере: наличие ярко выраженного круговорота веществ является обязательным (облигатным) свойством любого этапа развития биосферы.

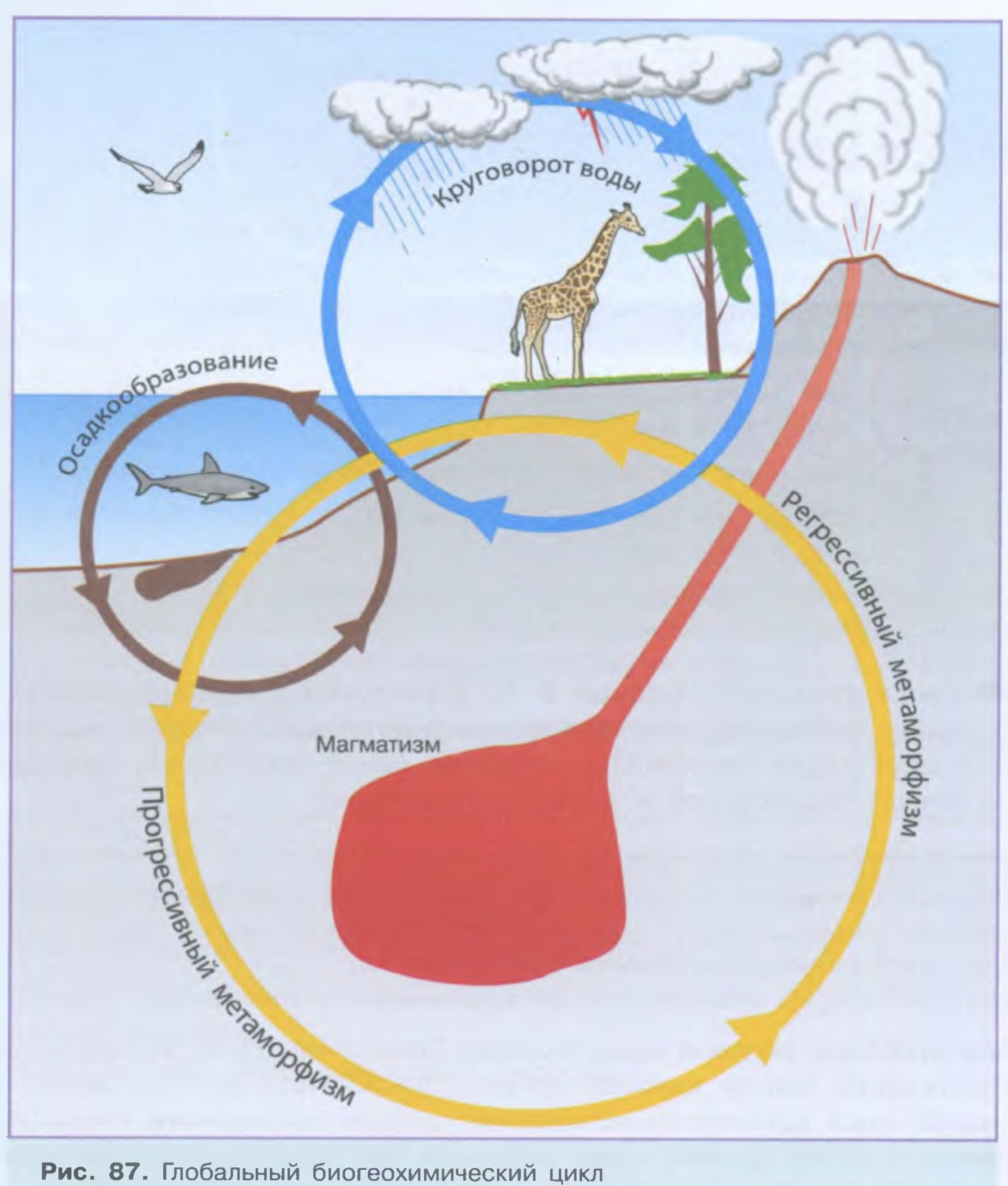


Рис. 87. Глобальный биогеохимический цикл

В процессе эволюции биосферы роль живых организмов в замыкании биогеохимического круговорота постоянно увеличивалась. В настоящее время большое влияние на биогеохимические круговороты оказывает человек. Это влияние может быть разным. С одной стороны, человек может необратимо изымать различные вещества из уже сложившихся круговоротов, как, например, промышленные предприятия и автомобили изымают произведённый растениями кислород. Однако он может и возвращать в экосистемы те вещества, которые по разным причинам оказались изъятыми из них, например, сжигание угля, нефти и природного газа возвращает в круговороты «потерянный» некогда углерод.

Результаты такого влияния также могут быть разными — иногда человеческая деятельность разрушает некоторые естественные биогеохимические круговороты, иногда, наоборот, стабилизирует, а иногда может даже задать круговороту новое направление (так случилось, например, с круговоротом азота после того, как люди интенсивно начали использовать азотные удобрения в сельском хозяйстве).

Таким образом, суть биогеохимического круговорота заключается в протекании двух противоположных, но взаимосвязанных процессов — синтеза органики и её разрушения живым веществом.

К основным биогеохимическим циклам можно отнести циклы воды, кислорода, углерода и азота. Ниже мы подробно рассмотрим каждый из этих круговоротов.

Круговорот воды — замкнутый цикл, который происходил и до появления жизни на нашей планете, но живые организмы видоизменили его (рис. 88).

Как вы помните, вода является самым распространённым неорганическим соединением в биосфере. Она не только играет роль среды обитания для многих организмов, но и является составной частью тела всех живых существ и основой всех жизненных процессов в клетке, а также выступает в роли источника кислорода в главном процессе биосферы — фотосинтезе.

Как следует из рисунка 88, живое вещество не играет определяющей роли в круговороте воды на земном шаре. Основной движущей силой этого круговорота является энергия Солнца, которая тратится на испарение воды



Рис. 88. Круговорот воды в биосфере: *1* — осадки в виде снега и дождя; *2* — испарение; *3* — грунтовый сток; *4* — поверхностный сток; *5* — конденсация водяного пара

с поверхности водных бассейнов или суши. Испарившаяся влага конденсируется в атмосфере в виде облаков, переносимых ветром, а при охлаждении облаков выпадают осадки.

Основным путём воды через живое вещество в её круговороте является транспирационный ток, осуществляющийся в следующем направлении: почва → корни растений → листья → атмосфера. Растительность в целом играет роль грандиозного испарителя, тем самым существенно влияя на климат территории своего произрастания.

Круговорот кислорода в биосфере весьма сложен, поскольку это достаточно активный газ, вступающий в химические реакции с множеством неорганических и органических соединений. Его наличие является обязательным условием существования жизни на Земле. Он входит практически во все биологические соединения, участвует в биохимических реакциях окисления органических веществ, обеспечивающих энергией все процессы жизнедеятельности организмов биосферы. Кислород обеспечивает дыхание животных, растений и микроорганизмов в атмосфере, почве, воде, участвует в химических реакциях окисления, происходящих в горных породах, почвах, илах, водоносных горизонтах (рис. 89).

В составе земной атмосферы этот газ занимает второе место после азота как по объёму, так и по массе. Свободный кислород современной земной

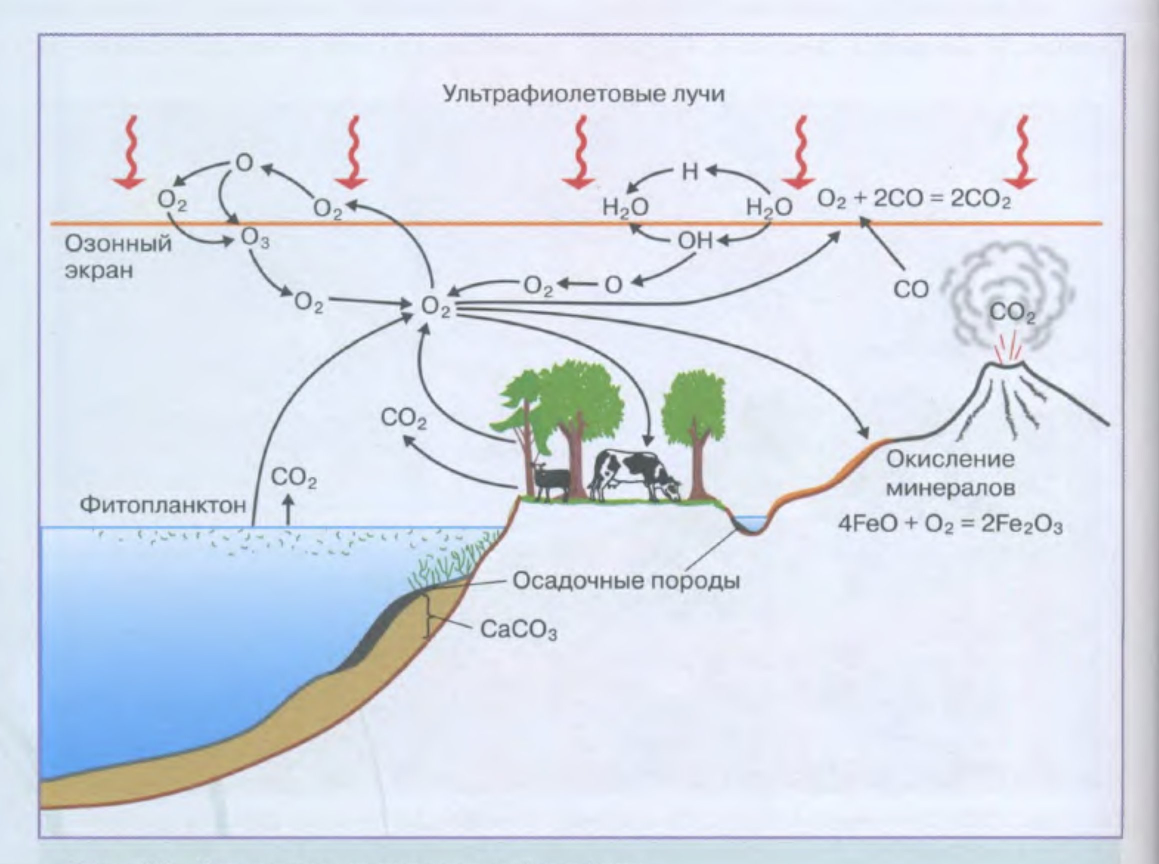


Рис. 89. Круговорот кислорода в биосфере

атмосферы является побочным продуктом процесса фотосинтеза зелёных растений, водорослей и цианобактерий. Его общее количество отражает баланс между продуцированием кислорода и процессами окисления и гниения различных веществ. В атмосфере сложилось приблизительное равновесие между производством кислорода в процессе фотосинтеза и его потреблением живыми организмами.

Однако в последнее время появилась опасность, что в результате человеческой деятельности запасы кислорода в атмосфере могут уменьшиться. Действительно, работа двигателей автомобилей, самолётов, кораблей, а также некоторых промышленных предприятий основана на сжигании кислорода. Правда, изымая его из атмосферы, человек отдаёт этот элемент обратно в виде углекислого газа, который, как мы помним, поглощается фототрофами для фотосинтеза, побочным продуктом которого является атмосферный кислород. На первый взгляд кажется, что этот цикл замкнут (просто человек «приделал» к нему новый виток), однако в тех местах, где параллельно с изъятием кислорода происходит интенсивное уничтожение фитоценозов (а такая ситуация характерна для стран, испытывающих бурное промышленное развитие), количество изымаемого кислорода может быть больше его количества, возвращаемого в атмосферу.

Круговорот углерода не менее важен для биосферы, поскольку от его свойств и особенностей зависит всё многообразие органических веществ, биохимических процессов и жизненных форм на Земле. Содержание этого элемента в большинстве живых организмов составляет около 45% от их сухой биомассы. В отличие от круговорота воды, в круговороте углерода участвует всё живое вещество планеты, которое непрерывно возникает, видоизменяется, погибает, разлагается, и в такой последовательности происходит перенос углерода по цепям питания. Кроме того, многие живые существа выделяют при дыхании углекислый газ.

Деятельность человека вносит существенные изменения в круговорот углерода на нашей планете. Особое место в современном круговороте веществ занимают массовое сжигание органических веществ и постепенное возрастание содержания углекислого газа в атмосфере, связанное с ростом промышленного производства и транспорта (рис. 90 на с. 200).

Подобное воздействие весьма неоднозначно. С одной стороны, углекислый и угарный газы негативно влияют на здоровье человека и других гетеротрофов. С другой стороны, так возвращается в экосистемы «утерянный» в давние времена углерод, который автотрофы могут теперь использовать для синтеза органических веществ.

Круговорот азота представляет собой ряд замкнутых взаимосвязанных путей, по которым азот циркулирует в земной биосфере (рис. 91).

Азот — один из обязательных элементов важнейших органических соединений всех живых организмов (белков, АТФ, нуклеиновых кислот и т. д.). Фиксация азота в живом веществе осуществляется ограниченным количеством живых организмов. Некоторые бактерии, живущие в почве и верхних слоях Мирового океана, способны расщеплять молекулярный азот (N_2) и

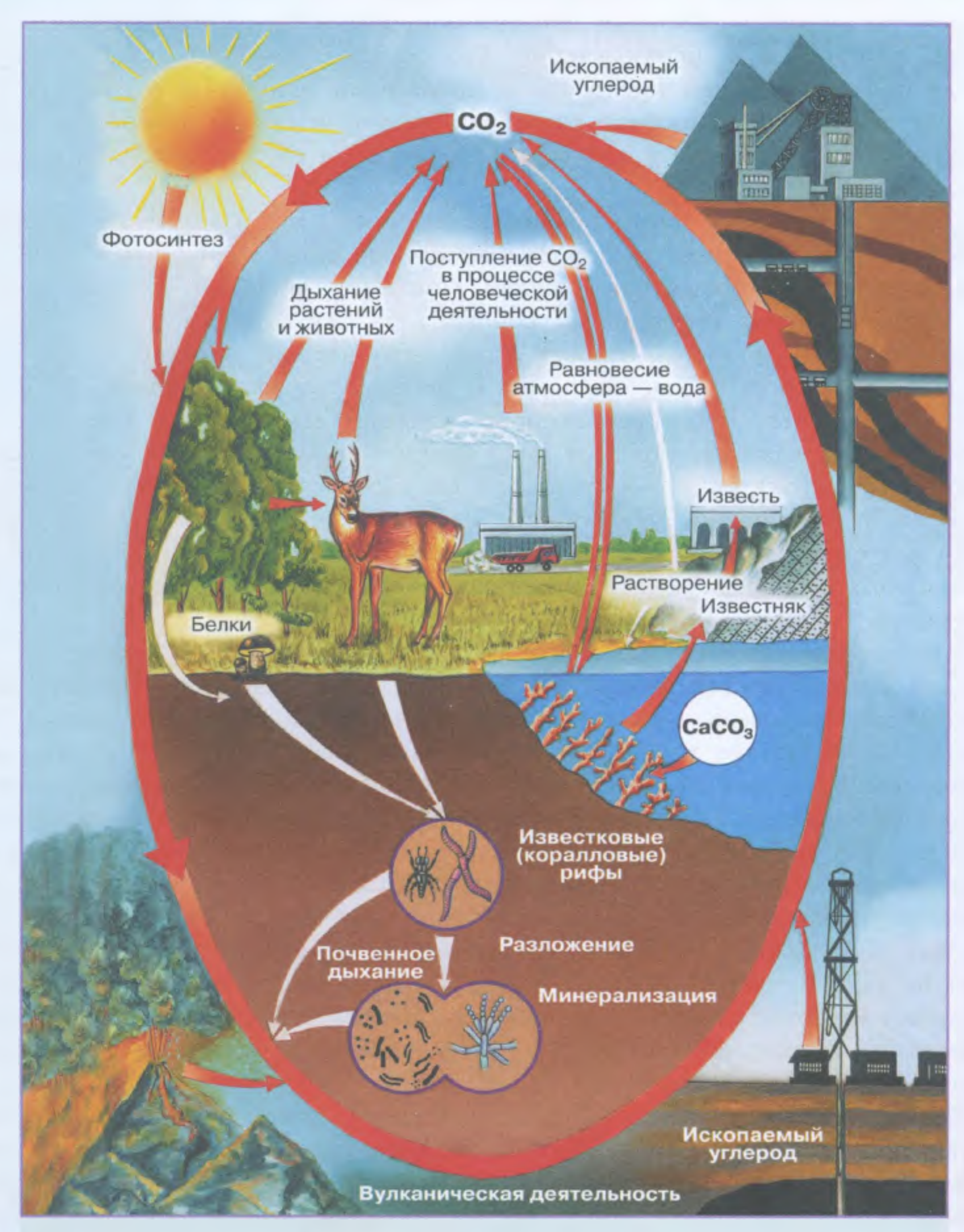


Рис. 90. Круговорот углерода в биосфере

использовать его атомы для построения аминогрупп белков ($—NH_2$) и других органических соединений. Атмосферный азот поглощается азотфиксирующими бактериями, некоторыми видами цианобактерий. Они синтезируют нитраты, которые становятся доступными для использования растениями биосферы.

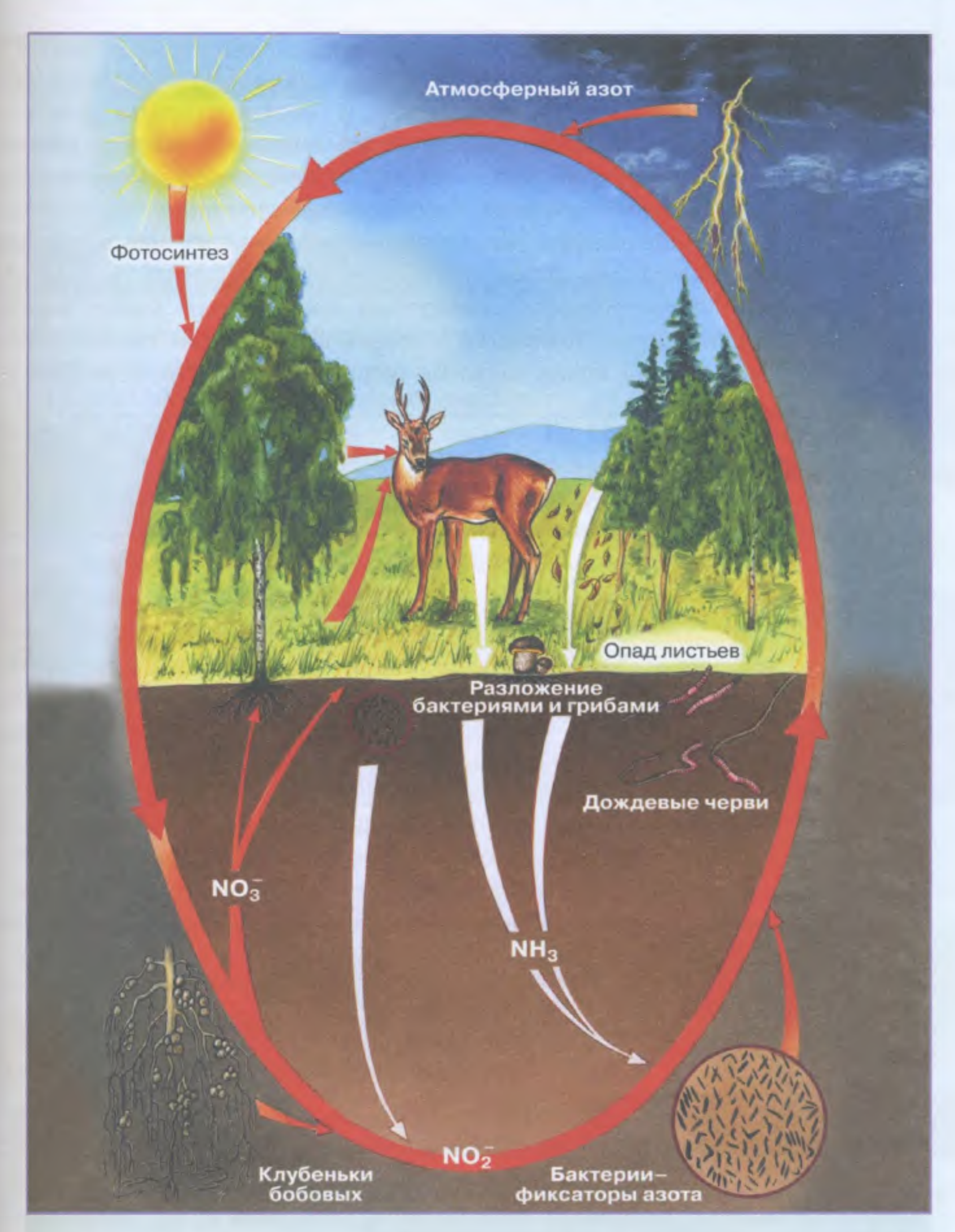
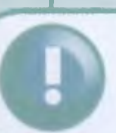


Рис. 91. Круговорот азота в биосфере

Биофиксация азота осуществляется некоторыми бактериями в симбиозе с высшими растениями в почвах (например, клубеньковыми бактериями, живущими на корнях бобовых растений). После своей гибели растения и животные возвращают азот в почву, откуда он поступает в состав новых поколений растений и животных.

Хозяйственная деятельность человека сказывается на балансе азота в природе опять-таки весьма неоднозначно. С одной стороны, в некоторых местах люди, уничтожая естественные экосистемы и соответственно фиксаторы атмосферного азота, создают дефицит этого элемента для живого вещества. С другой стороны, используя искусственно синтезированные азотные удобрения, человек возвращает этот элемент в глобальный круговорот.

Получается, что хозяйственная деятельность сама по себе не препятствует круговороту азота, однако она может менять его соотношение на локальных участках биосферы. Таким образом, совокупная деятельность живого вещества сформировала и поддерживает гомеостаз неорганической среды обитания, необходимый для существования более сложных форм жизни в биосфере Земли.



БИОГЕОХИМИЧЕСКИЙ ЦИКЛ

ПОДУМАЙТЕ

К каким последствиям ведёт незамкнутость биогеохимических круговоротов в биосфере? Существует ли взаимосвязь между устойчивостью биогеохимических циклов в биосфере и биоразнообразием организмов в экосистемах? Свой ответ проиллюстрируйте примерами.

Моя лаборатория

Тренируемся

1. В чём заключается главная функция биосферы?
2. Какова роль растений в круговороте воды?
3. Какие организмы участвуют в круговороте азота в биосфере?
4. Как вы понимаете закон глобального замыкания биогеохимического круговорота в биосфере?
5. Может ли человек оказывать влияние на круговороты веществ в биосфере? Свой ответ обоснуйте.

Совершенствуемся



Сделайте прогноз ситуации: что произойдет, если из круговоротов азота и углерода исключить редуцентов?

Обсуждаем



Выберите одну из предложенных ниже проблем и обсудите её с учителем и одноклассниками:

1. В биогеохимическом круговороте участвуют лишь доли процента углерода от общего его количества на Земле. Углерод атмосферы и гидросферы многократно проходит через живые организмы. Растения суши способны исчерпать его запасы в воздухе за 4—5 лет, запасы в почвенном гумусе за 300—400 лет. Основной возврат углерода в обменный фонд происходит за счёт деятельности живых организмов, и лишь небольшая его часть (тысячные доли процента) компенсируется выделением из недр Земли в составе вулканических газов. Как вы думаете, что препятствует возвращению остального углерода в глобальный круговорот?
2. Основным резервным фондом углерода на планете являются не живые организмы и не горючие ископаемые, а осадочные породы — известняки и доломиты. Углерод этих карбонатов надолго захоронен в недрах Земли и поступает в круговорот лишь в ходе эрозии при обнажении пород в тектонических циклах. Вспомните, как формируются данные осадочные породы.
3. В настоящее время мощным фактором перевода углерода из резервного в обменный фонд биосферы становятся добыча и сжигание огромных запасов горючих ископаемых. Как это отражается на состоянии современных экосистем и их обитателей?

Это интересно



Ежегодно фотосинтезирующие организмы усваивают около 350 млрд т углекислого газа, выделяют в атмосферу около 250 млрд т кислорода и расщепляют 140 млрд т воды, образуя более 230 млрд т органического вещества (в пересчёте на сухой вес). Громадные количества воды проходят через растения и водоросли в процессе транспорта. В результате вода поверхностного слоя Океана фильтруется планктоном за 40 дней, а вся вода Океана — приблизительно за год. Весь углекислый газ атмосферы обновляется за несколько сотен лет, а кислород — за несколько тысяч лет. Ежегодно фотосинтез включает в круговорот 6 млрд т азота, 210 млрд т фосфора и большое количество других элементов (калий, натрий, сера и др.). Существование круговоротов придаёт биосфере определённую устойчивость.

§ 26 Эволюция биосферы

Вспомните:

1. Что называется биосферой?
2. Какие автотрофные организмы вам известны? Какова их роль в биосфере?

Основные этапы развития биосферы. Учёные считают, что возраст Земли составляет около 4,5—4,6 млрд лет, хотя на самой Земле вы не найдёте отложений, которые были бы старше 4 млрд лет. Образцы пород, возраст которых насчитывает 4,6 млрд лет, были найдены в лунном грунте — поскольку Луна когда-то была частью Земли, то её камни могут рассказать и о земной истории. На самой же Земле, которая более геологически активна, нежели её спутник, таких старых отложений просто не сохранилось — все они давно подверглись метаморфозу в земных недрах.

Считается, что жизнь на нашей планете возникла около 4 млрд лет назад, однако первые достоверные её следы известны из пород **формации Исуа** (Гренландия), возраст которых составляет 3,7—3,8 млрд лет (это самые древние осадочные породы на Земле). С возникновением жизни начала формироваться биосфера планеты, которая находится в постоянном динамическом равновесии и развитии.

Основная идея учения В. И. Вернадского об эволюции биосферы заключается в том, что в формировании биосферы принимали участие как абиотические, так и биотические факторы. С момента возникновения жизни происходит постоянный процесс эволюции живых организмов, которые оказывали непосредственное влияние на биосферу в целом и определяли её развитие. Таким образом, эволюция биосферы сопряжена с эволюцией живых организмов, хотя часто эта связь может быть непрямой.

В эволюции биосферы принято выделять пять основных этапов.

Основные этапы эволюции биосферы:

1. Возникновение и развитие жизни в воде.
2. Появление у водных жителей симбионтов (паразиты, мутуалисты), т. е. формирование новой среды жизни — организмов-хозяев.
3. Заселение организмами суши.
4. Появление человека и превращение его из обычного биологического вида в биосоциальное существо.
5. Переход биосферы под влиянием разумной деятельности человека в новое качественное состояние — ноосферу.

Зарождение жизни. На начальном этапе развития Земли на планете происходил медленный абиогенный синтез органических соединений, который в конечном счёте привёл к появлению примитивных форм жизни (подробнее о нём вы узнаете из § 27).

Прежде учёные считали, что сначала на Земле появились гетеротрофы. Согласно этой гипотезе, они использовали органические соединения древнего океана, которые возникли в результате абиогенного синтеза (**первичный бульон**). Однако вскоре гетеротрофы истощили запасы органических веществ первичного океана, и это потребовало радикального изменения способов питания. Так появились первые автотрофы — живые организмы, вырабатывающие необходимые для жизни вещества самостоятельно.

Однако исследование пород формации Исуа (рис. 92) убедило учёных в ошибочности данной гипотезы — среди обнаруженных там микроорганизмов вместе с гетеротрофами попадались не только хемотрофы, но и фототрофы, осуществлявшие бескислородный фотосинтез. Таким образом, пришлось признать, что авто- и гетеротрофы, скорее всего, появились на нашей планете одновременно. Также не исключено, что самые первые организмы были миксотрофами, т. е. они умели и синтезировать органику, и употреблять уже готовую, и только потом, со временем, они разделились на авто- и гетеротрофов, т. е. получается, что жизнь возникла уже как экосистема, в которой были как продуценты (автотрофы), так и консументы вместе с редуцентами (гетеротрофы).

Особенности состава первичной атмосферы Земли привели к тому, что среди первых автотрофов была весьма велика доля таких организмов, которые умели получать энергию, восстанавливая углекислый газ до метана:

$$CO_2 + 4H_2 = CH_4 + 2H_2O + E.$$

В результате этого процесса образовывался метан и высвобождалась энергия, необходимая для процессов жизнедеятельности микроорганизмов. Метан

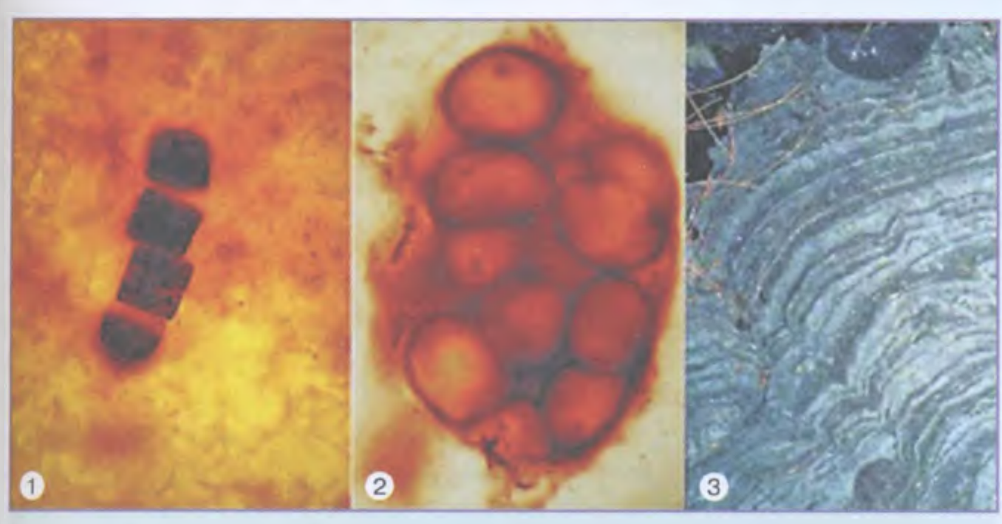


Рис. 92. Микроорганизмы из пород формации Исуа: *1* — древние хемотрофы; *2* — первые фототрофы; *3* — общий вид пород формации Исуа

поступал в атмосферу и под действием ультрафиолетового излучения превращался в органические *соединения, которые вновь возвращались в воду*. Судя по всему, это был один из первых вариантов глобального круговорота углерода, который происходил при участии живых организмов.

В то время, по мнению учёных, концентрация метана в составе атмосферы оставалась примерно на одном уровне. Однако высокое содержание этого газа могло сохраняться до тех пор, пока в земной атмосфере было значительное количество водорода. Когда же его запасы истощились, **метаногенные археи** уже не могли перерабатывать углекислый газ в метан. В результате они лишились источника энергии для синтеза собственных питательных веществ. После этого начался упадок этих микроорганизмов, и на лидирующие позиции в экосистемах выдвинулись автотрофы, использующие другие вещества для получения энергии. Так в биосфере произошёл, наверное, самый первый экосистемный кризис.

Дальше эволюция биосферы происходила по пути разрешения противоречия между безграничной способностью организмов к размножению и ограниченностью ресурсов, доступных им в определённую геологическую эпоху. Это противоречие разрешается путём овладения живыми существами новыми источниками вещества и энергии за счёт приобретения ими новых свойств, т. е. эволюции.

Роль процессов фотосинтеза и дыхания. До сих пор учёные не знают наверняка, каким образом на нашей планете возникли фотосинтез и фототрофы. Прежде считали, что они появились в результате «метанового кризиса», о котором мы писали выше: после истощения запасов водорода назрела необходимость в изобретении новой формы обмена веществ и получения энергии.

Однако эта гипотеза не согласуется с находками в вышеупомянутой формации Исуа, где фототрофы уже присутствовали (а эти породы образовались ещё до «метанового кризиса»). У найденных там микроорганизмов фотосинтез протекал без выделения кислорода, как это происходит у современных пурпурных бактерий, гелиобактерий.

Согласно другой гипотезе фотосинтез возник как побочный эффект процесса защиты микроорганизмов от губительного для них жёсткого ультрафиолетового излучения. В те времена атмосфера Земли была бескислородной, и поэтому в ней не было озонового слоя, который защищал бы обитателей планеты от разрушительного воздействия смертоносных УФ-лучей. Для того чтобы нейтрализовать их воздействие, микроорганизмы использовали различные отражающие пигменты (являющиеся побочным продуктом обмена веществ), а также специальные белки, вошедшие в состав *фотосистемы I* (см. § 23 учебника биологии для 10 класса). И только потом живые существа «додумались» использовать эти приспособления для принципиально нового типа питания — фотосинтеза.

Итак, первые фототрофы использовали бескислородный фотосинтез, т. е. они были анаэробами. При таком фотосинтезе нет выделения кислорода, поскольку донорами электронов выступают сера, H_2S и т. п., а вовсе не вода, а также потому, что у аноксигенных фотосинтетиков отсутствует *фотосистема II*. Однако позже, на следующем этапе эволюции биосферы, появились организмы с более совершенным механизмом фотосинтеза, в результате кото-

рого в атмосферу стал выделяться кислород. Данное усовершенствование фотосинтетического процесса (произошедшее 3,6 млрд лет назад) постепенно повлекло за собой изменение состава атмосферы Земли, в которой становилось всё больше кислорода (рис. 93).

Следует заметить, что для живых организмов того времени кислород был сильнейшим ядом. Поэтому наступил ещё один экологический кризис, в процессе которого анаэробы должны были погибнуть или приспособиться к новым условиям среды. Это стало предпосылкой появления аэробных организмов.

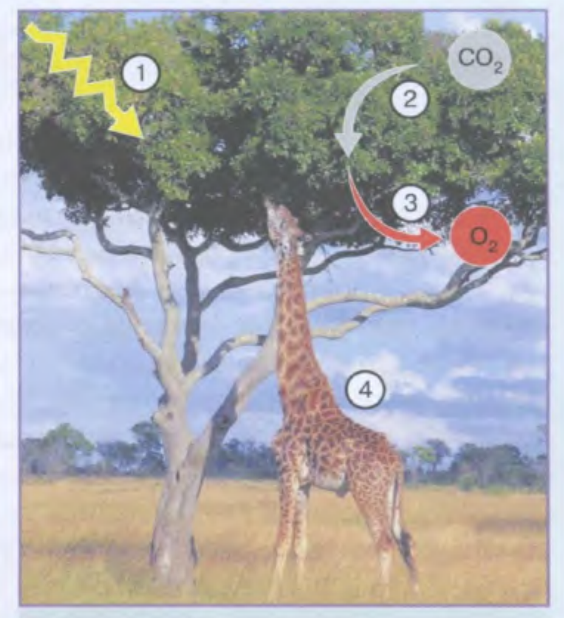


Рис. 93. Влияние фотосинтеза на биоценозы Земли: *1* — солнечный свет; *2* — автотроф (фототроф); *3* — фотосинтез; *4* — гетеротроф

По мере накопления кислорода в атмосфере живым организмам приходилось вырабатывать всё более совершенные механизмы его обезвреживания. В конечном итоге живые существа нашли наиболее рациональный путь решения этой проблемы — они перестали защищаться от кислорода и принялись использовать его для получения энергии. Так появился процесс кислородного дыхания.

Насыщение кислородом атмосферы происходило достаточно медленно, поскольку этот газ, который, как вы помните, является сильным окислителем, первым делом начал окислять все содержащиеся в открытом доступе минералы. И если следы деятельности аэробов впервые отмечаются в формациях возрастом 3,6 млрд лет, то точка Пастера (состояние, при котором содержание кислорода в атмосфере увеличилось до 1% от современного) была пройдена примерно 1,3—1,5 млрд лет назад. Получается, что больше 2 млрд лет после своего появления аэробы не играли глобальной роли в жизни планеты, хотя локально, конечно же, влияли на окружающую среду. Однако в конечном итоге они всё-таки победили, и мир стал именно таким, каким мы его видим, т. е. кислородным.

Фотосинтез сыграл огромную роль в развитии органического мира и эволюции биосферы. Возникший в результате реакций разложения кислорода под действием космических лучей в верхних слоях атмосферы озоновый экран защитил планету от губительного ультрафиолетового излучения. Это позволило живым организмам развиваться в хорошо освещаемых и прогреваемых солнцем верхних слоях водоёмов (отложения из формации Исуа были глубоководными, поскольку в те времена жизнь возле поверхности была невозможна), а в дальнейшем завоевать сушу. Процесс дыхания обеспечил организмы энергией, что дало толчок к возникновению многоклеточных организмов, их дальнейшему развитию и усложнению. Ну а усложнённое строение организмов вместе с увеличением их разнообразия привели к дальнейшему изменению биосферы.

В итоге благодаря жизнедеятельности организмов в биосфере начали происходить процессы синтеза и распада органических веществ, а также сформировались биогеохимические круговороты элементов. Всё это обеспечивает стабильность функционирования живой оболочки нашей планеты. На разных этапах развития биосферы соотношение процессов синтеза и распада не было постоянным. В начальный период развития биосферы процессы синтеза преобладали над разрушением. Позже оба этих процесса уравновесили друг друга, как происходит и в настоящее время.

Влияние человека на эволюцию биосферы. Вершиной направленного развития биосферы стало появление в ней человека. Используя орудия труда и накопленный опыт, человечество стало создавать искусственную среду своего обитания (поселения, жилища, одежду, продукты питания, машины и др.). С этих пор эволюция биосферы вступила в новую фазу, где человеческая деятельность стала оказывать на неё сильное воздействие.

Оценка влияния хозяйственной деятельности человека на биосферу весьма неоднозначна. В ряде случаев она приводит к разрушению естественных экосистем, однако при этом может формироваться новая среда обитания, благоприятная для деятельности некоторых живых существ. В качестве примера можно привести нефтяное загрязнение, которое является причиной гибели многих живых существ. Однако есть и такие организмы, для которых оно является благом и которые формируют на этом месте свой, уникальный биоценоз.

Среди учёных нет единого взгляда на будущее биосферы. Одни полагают, что сейчас живая оболочка Земли из-за хозяйственной деятельности человека находится на грани экологического кризиса, последствия которого могут быть катастрофическими для человечества. Другие считают, что глобальное воздействие человека на биосферу не столь разрушительно, как это кажется на первый взгляд. Ведь люди не только уничтожают одни экосистемы, но и создают другие, поэтому необходимый баланс между синтезом и распадом сохраняется.

Тем не менее нельзя игнорировать тот факт, что биологическая эволюция, будучи необратимым процессом, предопределила необратимость эволюции биосферы в целом и создала предпосылки для её перехода в качественно новое состояние — ноосферу, где большинство происходящих в биосфере изменений контролируется человеком. И это накладывает на людей большую ответственность: теперь от нас в куда большей мере зависит будущее Земли.



ФОРМАЦИЯ ИСУА. ПЕРВИЧНЫЙ БУЛЬОН. МЕТАНОГЕННЫЕ АРХЕИ

ПОДУМАЙТЕ

Можно ли считать процесс развития биосферы завершённым? Свой ответ обоснуйте.

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Какие процессы были характерны для раннего этапа эволюции биосферы?
2. Почему на определённых этапах развития биосферы возникали экологические кризисы?
3. Какие закономерности, происходящие в биосфере, характерны для преодоления экологического кризиса?
4. Можно ли утверждать, что человек только лишь разрушает биосферу?

Обсуждаем



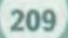
Проанализируйте содержание приведённого ниже текста. Используя знания, полученные при изучении параграфа, докажите, что биогенез оказал существенное влияние на эволюцию нашей планеты. Приведите примеры, на основании которых можно утверждать, что существует взаимосвязь развития органического мира и эволюции биосферы.

Фотосинтез сыграл существенную роль в биогенезе, способствовал общему ускорению эволюции органической материи. На этом этапе преимущество получили аэробные организмы, способные жить только в присутствии кислорода. Появление автотрофов существенно повлияло на состав земной атмосферы. Считается, что нынешнее содержание кислорода в атмосфере (21%) было достигнуто 300—298 млн лет назад, но процесс начался более 2500 млн лет назад.

Около 2,7 млрд лет назад возникли первые ядерные существа — эукариоты, которые практически сразу после возникновения разделились на растительные и животные организмы. В дальнейшем растительные клетки эволюционировали в сторону использования фотосинтеза для обеспечения себя энергией, а животные клетки развивались в направлении совершенствования способов передвижения.

Следующим существенным шагом в биологической эволюции стало появление 1,2 млрд лет тому назад полового размножения. В 2000 г. в отложениях с канадского острова Сомерсет палеонтологи обнаружили гаметы красной водоросли *Bangiomorpha pubescens*. Она считается первым организмом, для которого доказано наличие полового размножения. Это размножение значительно повысило видовое разнообразие, что, с одной стороны, позволило живым организмам лучше приспособиться к условиям окружающей среды, а с другой — значительно ускорило эволюционный процесс.

Некоторое время вышеупомянутая водоросль считалась одновременно и самым древним многоклеточным организмом на Земле — до тех пор, пока в 2010 г. в африканских отложениях из местечка Франсвиль (Габон) не был найден неизвестный прежде науке червеобразный организм, чей возраст составил 2,1 млрд лет. Это ещё больше ускорило эволюцию.



§ 27 Происхождение жизни на Земле

Вспомните:

1. Что такое жизнь?
2. Какие гипотезы происхождения жизни вам известны?
3. В чём заключается основной принцип научного метода?

Гипотезы о происхождении жизни. Проблема возникновения жизни на нашей планете является одной из центральных в современном естествознании. С древнейших времён люди пытались найти ответ на этот вопрос. Ниже мы рассмотрим основные гипотезы происхождения жизни на нашей планете.

Креационизм (лат. *creatio* — сотворение). В разные времена у разных народов были свои представления о возникновении жизни. Своё отражение они нашли в священных книгах различных религий, которые объясняют возникновение жизни как акт Творца (воля Бога). Гипотезу божественного возникновения живого можно принять только на веру, так как её нельзя экспериментально проверить или опровергнуть. ***Следовательно, она не может рассматриваться с научной точки зрения.***

Гипотеза стационарного состояния. Эта гипотеза была предложена немецким учёным *Тьерри Прейером* (1841—1897). Согласно ей жизнь, как и сама Вселенная, существовала всегда и будет существовать вечно, ибо не имеющее начала не имеет и конца. Вместе с тем существование отдельных тел и образований (звёзд, планет, организмов) ограниченно во времени: они возникают, рождаются и погибают. В настоящее время эта гипотеза имеет в основном историческое значение, так как общепризнанной является ***теория Большого взрыва***, согласно которой Вселенная существует ограниченное время — она образовалась из одной точки около 13,77 млрд лет назад.

Гипотеза самопроизвольного зарождения жизни. Эта гипотеза была распространена в Древнем Китае, Вавилоне и Древнем Египте в качестве альтернативы креационизму, с которым она сосуществовала. Её придерживался такой выдающийся натурфилософ античных времен, как Аристотель из Стагиры, которого часто называют основателем биологии.

До середины XVII в. учёные не сомневались в возможности такого зарождения жизни. Считалось, что живые существа могут появляться из неживой материи, например, рыбы — из ила, черви — из почвы, а мухи — из гнилого

мяса. Сторонники этой гипотезы были уверены в том, что одни формы жизни могут порождать другие — например, из плодов растений могут образовываться птицы и животные.

Первый удар по представлениям о самозарождении нанесли эксперименты итальянского учёного *Франческо Реди*, который в 1668 г. доказал невозможность самозарождения мух в гниющем мясе.

Но, несмотря на это, идеи о возможности самозарождения жизни сохранялись в науке до середины XIX в. Только в 1862 г. французский микробиолог Луи Пастер окончательно опроверг гипотезу самозарождения жизни, проведя простой, но очень показательный эксперимент (рис. 94).

То, что после кипячения бульона в запаянном сосуде не происходит появления живых организмов, было уже известно. Но многие учёные объясняли это тем, что в такую ёмкость не попадает «жизненная сила», необходимая для самозарождения. Пастер показал, что в колбе с припаянной открытой *S*-образной трубкой прокипячённый бульон оставался прозрачным, т. е. никакого самозарождения не происходило (как вы думаете, в чём смысл этого опыта?).

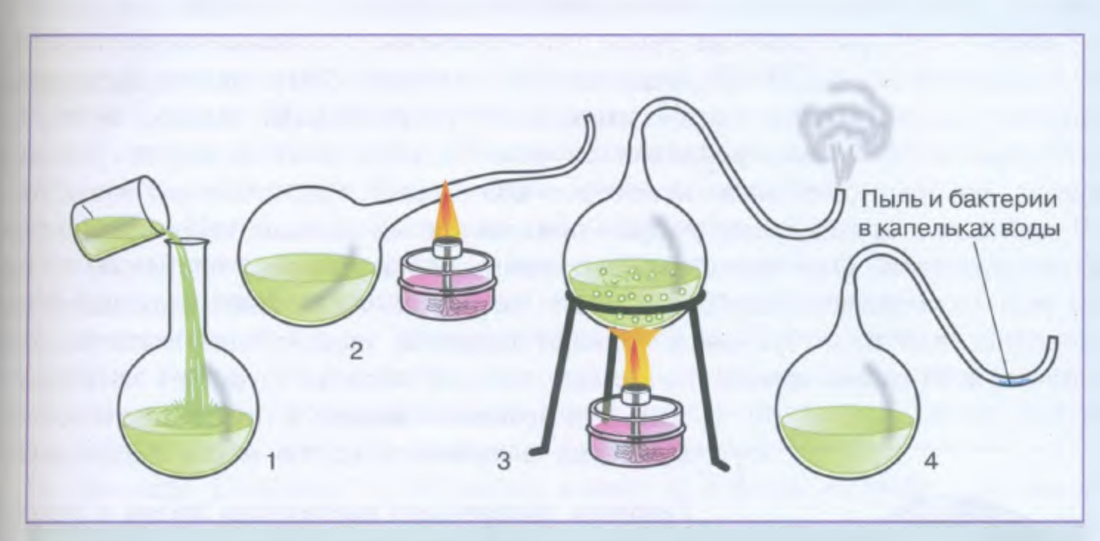


Рис. 94. Опыт Пастера: *1* — в колбу налили мясной бульон; *2* — горлышко колбы вытянули и изогнули; *3* — кипячение убило всех обитавших в бульоне микроорганизмов; *4* — узкое изогнутое горлышко превратилось в ловушку для микроорганизмов, пытающихся проникнуть внутрь колбы

После экспериментов Пастера был сформулирован закон, утверждавший, что «всё живое происходит лишь от живого», имевший большое значение для развития биологии.

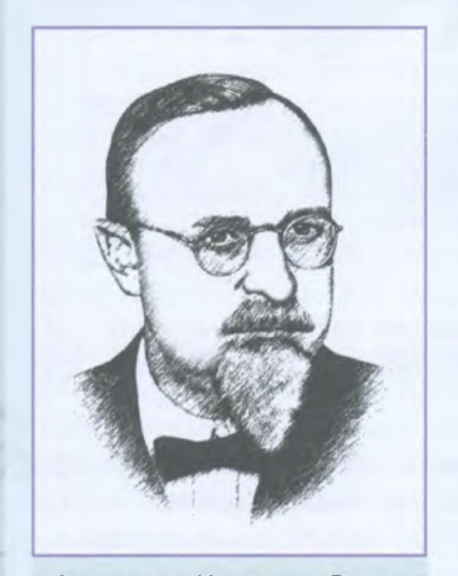
Гипотеза панспермии. Однако эксперименты Пастера породили другую проблему: если для возникновения живого организма необходим другой живой организм, то откуда взялся самый первый из них? Это дало толчок к возникновению гипотезы панспермии, которая была выдвинута немецким учёным *Германом Рихтером* в 1865 г. и поддержана физиком *Германом Гельмгольцем*

и химиком *Сванте Аррениусом*, который путём расчётов доказал принципиальную возможность переноса бактериальных спор с планеты на планету под действием давления света. Интересно, что создатель учения о ноосфере Вернадский также являлся горячим сторонником этой гипотезы.

Приверженцы гипотезы панспермии считали, что впервые жизнь возникла не на Земле, а была занесена каким-то образом на нашу планету — например, с метеоритами и космической пылью на Землю могли попасть споры бактерий, которые в значительной степени устойчивы к радиации, вакууму, низким температурам. И для такого взгляда у учёных есть некоторые основания — теоретические и экспериментальные данные, полученные в последнее время, позволяют сделать вывод о том, что синтез относительно сложных органических соединений, предшествующих появлению живого вещества, является закономерным этапом химической эволюции Солнечной системы. Эти органические вещества, образовавшиеся в космических условиях, входят в состав многих тел, попадающих на Землю из космоса.

Исходя из этой гипотезы, можно рассматривать два варианта развития событий. Либо химическая эволюция, начавшаяся в космических условиях, продолжила своё развитие на Земле, что обеспечило возникновение саморегулирующихся высокомолекулярных систем, которые были непосредственными предками первых живых организмов, либо примитивные живые организмы, занесённые из космоса, реализовали свои возможности в первых водоёмах планеты, которые содержали некоторое количество органического вещества.

В последнее время среди учёных появляется все больше сторонников гипотезы панспермии. Они полагают, что жизнь была занесена на Землю из космоса и начала развиваться здесь после того, как на планете сложились благоприятные для этого условия. Однако гипотеза панспермии пытается лишь объяснить появление жизни на Земле, но при этом не отвечает на вопрос о том, как возникла жизнь, а просто переносит эту проблему в какое-то другое место Вселенной.


Александр Иванович Опарин

Гипотеза абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции. Отрицание факта самозарождения жизни в настоящее время не противоречит представлениям о принципиальной возможности развития жизни в прошлом из неорганической материи.

В 20-е г. XX в. русский учёный *Александр Иванович Опарин* и англичанин *Джон Бёрдон Холдейн* высказали гипотезу о возникновении жизни в процессе биохимической эволюции углеродных соединений, которая и легла в основу современных представлений.

Они исходили из того, что в современных условиях возникновение живых существ из неживой природы невозможно. Абиогенез (т. е. воз-

никновение живой материи) был возможен без участия живых организмов только в условиях древней атмосферы и отсутствия живых организмов.

Различия во взглядах Опарина и Холдейна заключались в том, что первый отдавал первенство белкам, а второй — нуклеиновым кислотам. В процессе происхождения жизни на Земле Опарин и Холдейн выделяли четыре этапа:

1) синтез низкомолекулярных органических соединений из газов первичной атмосферы;
2) полимеризация мономеров с образованием цепей белков и нуклеиновых кислот;
3) образование обособленных систем из органических веществ, отделённых от внешней среды мембранами;
4) возникновение простейших клеток, обладающих свойствами живого, в том числе репродуктивным аппаратом, осуществляющим передачу потомкам всех химических и метаболических свойств родителей.

Первые три этапа учёные отнесли к периоду химической эволюции, а с четвёртого, по их мнению, начинается уже биологическая эволюция.

Гипотеза Опарина — Холдейна завоевала много сторонников, так как получила экспериментальное подтверждение тогда, когда была доказана возможность абиогенного синтеза органических биополимеров. В 1953 г. американские учёные химик *Стэнли Миллер* и физик *Гарольд Юри* в лабораторных условиях в созданной ими установке (рис. 95) смоделировали условия, предположительно существовавшие в первичной атмосфере Земли, состоявшей из метана, аммиака и паров воды. После, воздействуя на неё искровыми разрядами, они получили простые органические вещества — аминокислоты глицин, аланин и др. Тем самым была доказана принципиальная возможность абиогенного синтеза органических соединений (но не живых организмов) из неорганических веществ.

Сходные опыты многократно повторялись в различных лабораториях и позволили доказать принципиальную возможность синтеза в таких условиях практически всех мономеров основных биополимеров.

Но гипотеза Опарина — Холдейна имеет и слабую сторону, на которую неоднократно указывали её оппоненты. В рамках этой гипотезы не удаётся дать ответ на главный вопрос: как именно произошёл качественный скачок от неживого к живому? Ведь для репликации нуклеиновых кислот необходимы белковые ферменты, а для синтеза белков — нуклеиновые кислоты. Этот ответ смогла дать появившаяся не так давно гипотеза РНК-мира.

Гипотеза РНК-мира. В последнее время всё большее признание получает гипотеза о том, что самые первые живые организмы могли содержать только молекулы РНК (в отличие от современных, построенных из ДНК, РНК и белков). Это связано с тем, что в 80-х гг. XX в. были открыты *рибозимы* — молекулы РНК, обладающие каталитической активностью. Оказалось, что из всех известных нуклеиновых кислот только РНК может выполнять сразу обе главные жизненные функции — и хранение информации, и активную работу по её реализации. Так появилась гипотеза РНК-мира, согласно которой первые живые организмы были РНК-организмами без белков и ДНК.

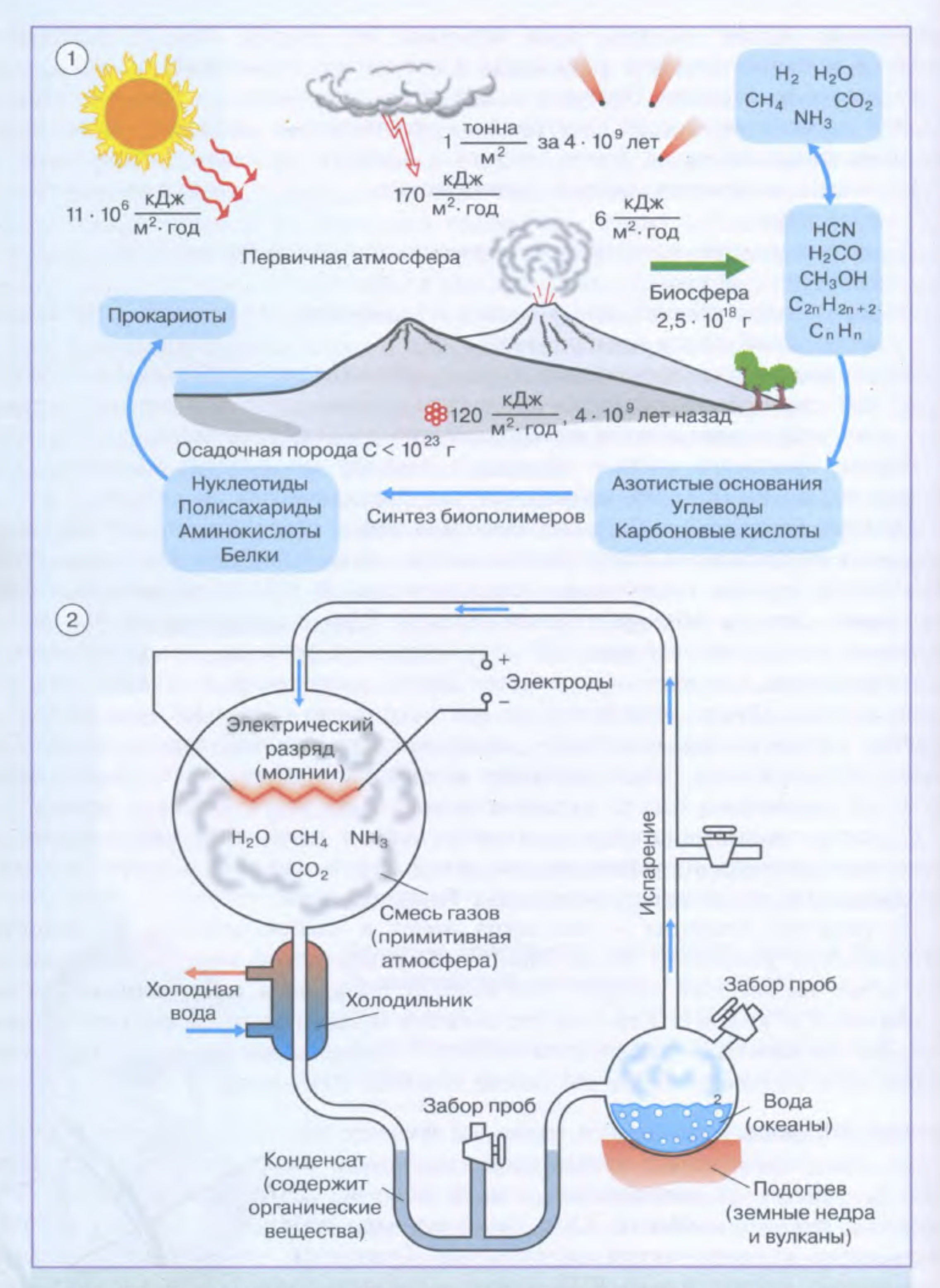


Рис. 95. Опыт Миллера и Юри: *1* — процесс возникновения живого из неживого (по Опарину и Холдейну); *2* — эксперимент Миллера и Юри, воспроизводящий этот процесс

По мнению биофизика *Манфреда Эйгена*, первым прообразом будущего РНК-организма мог стать автокаталитический (т. е. такой, в котором каждый продукт реакции катализирует собственное получение) цикл, образованный самовоспроизводящимися молекулами РНК — теми самыми рибозимами, которые способны катализировать синтез собственных копий. Это объясняет, почему у всех живых организмов в системе синтеза белка РНК не только участвует как носитель информации, но и выполняет также структурную и транспортную функции (рибосомальная и транспортная РНК). Этот удивительный факт можно рассматривать как наследие древнего этапа «РНК-жизни». Позже РНК-организмы могли приобрести белки и ДНК, хотя поначалу они обходились без них.

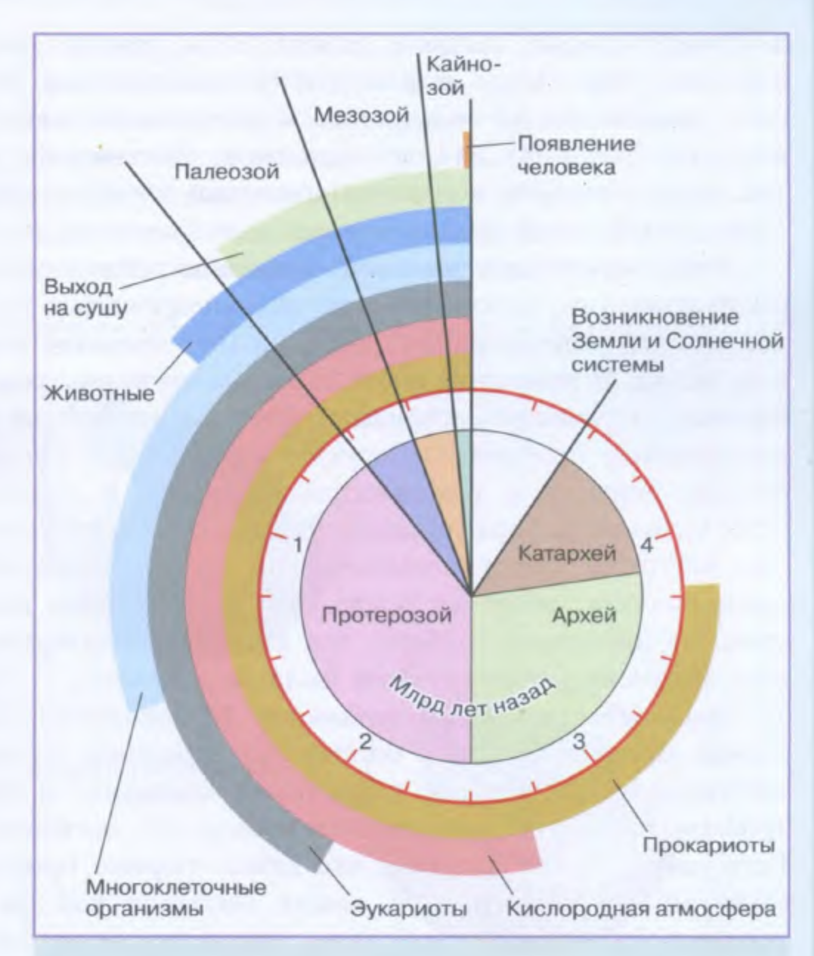


Рис. 96. Основные этапы формирования жизни

Гипотеза РНК-мира, которая долгие годы была чисто умозрительной, в наши дни получает всё больше экспериментальных подтверждений. Сейчас биохимики научились получать рибозимы чуть ли не с любыми заданными свойствами — для этого синтезируют огромное количество разных РНК со случайной последовательностью нуклеотидов, а затем просто отбирают из них нужные молекулы. Так были получены рибозимы, катализирующие синтез нуклеотидов, присоединение аминокислот к РНК и другие биохимические процессы.

Современные представления о возникновении жизни. Учёные выделяют три основных этапа формирования жизни, или абиогенеза: абиогенное возникновение органических мономеров (химический), формирование биологических полимеров (предбиологический) и возникновение первых организмов (биологический) (рис. 96).

Этап химической эволюции. На этом этапе происходил абиогенный синтез органических мономеров. Вы уже знаете, что древняя атмосфера Земли не содержала свободного кислорода и была насыщена вулканическими газами,

в состав которых входили окислы серы, азота, аммиак, оксиды и диоксиды углерода, пары воды и ряд других компонентов. Именно поэтому органические соединения не окислялись и постепенно накапливались в тёплых и даже кипящих водах различных водоёмов, постепенно усложняясь по строению. Так сформировался концентрированный раствор органики, который Александр Иванович Опарин назвал «первичный бульон».

Этап предбиологической эволюции. На этом этапе протекали реакции полимеризации, которые могли активизироваться не только при значительном увеличении концентрации раствора (пересыхание водоёма), но даже во влажном песке. В конечном счёте сложные органические соединения формировали белково-нуклеиново-липоидные комплексы (учёные называли их по-разному: коацерваты, пробионты, прогеноты и т. д.), способные к упорядоченному обмену веществ и самовоспроизведению. В результате предбиологического естественного отбора появились первые примитивные живые организмы, которые вступили уже в биологический естественный отбор и дали начало всему органическому миру на Земле. Эта примитивная жизнь развивалась в водной среде на некоторой глубине, так как единственной защитой от ультрафиолетового излучения в те времена была только вода.

Биологический этап эволюции. Большинство учёных считают, что первые живые организмы были близки по строению к прокариотам. Одни из них питались органическими веществами «первичного бульона», т. е. были гетеротрофами, а другие сами синтезировали эти вещества, т. е. были автотрофами. Есть также гипотеза о том, что самые первые прогеноты, по всей видимости, были миксотрофами, т. е. могли питаться как по автотрофному, так и по гетеротрофному типу (об этом гипотетическом организме, который учёные назвали *LUCA*, подробнее вы можете прочитать в разделе «Это интересно»). Что касается энергетического обмена этих организмов, то, по всей видимости, это был гликолиз — его следы в виде конечных продуктов обнаруживаются во всех осадочных породах того времени.

В результате событий, подробно описанных в § 26, которые привели к распространению кислородного фотосинтеза, в земной атмосфере начал накапливаться кислород. Это явилось предпосылкой для возникновения нового типа энергетических процессов — дыхания, отличающегося от гликолиза и брожения значительно большим выходом энергии и ставшего вследствие этого более быстрым и эффективным типом обмена веществ (первые следы такого дыхания встречаются в породах, чей возраст составляет 2,4 млрд лет). Способность синтезировать в процессе такого дыхания большее количество АТФ, чем при гликолизе, позволила организмам быстрее расти и размножаться, а также усложнять свои структуры и обмен веществ.

Гипотезы происхождения эукариотов. Большинство учёных считают, что эукариоты произошли от прокариотических клеток. Существует две наиболее признанные гипотезы происхождения эукариотических клеток и их органелл.

Одна из гипотез, автором которой является немецкий биолог *Карл Негели*, связывает происхождение эукариотической клетки и её органелл с процессом

впячивания клеточной мембраны (рис. 97). Согласно этой ***инвагинационной*** гипотезе предковой формой эукариотической клетки был аэробный прокариот. Внутри него находилось одновременно несколько геномов, первоначально прикреплявшихся к клеточной оболочке. Органеллы, имеющие ДНК, а также ядро, возникли путём впячивания и отшнуровывания участков оболочки с последующей функциональной специализацией в ядро, митохондрии, хлоропласты. Другие впячивания породили комплекс одномембранных органоидов.



Рис. 97. Происхождение эукариотической клетки и её органелл путём впячивания клеточной мембраны

Больше сторонников имеет гипотеза ***симбиотического происхождения*** эукариотической клетки (авторы современной версии — *Константин Мережковский* и *Линн Маргулис*). Согласно ей митохондрии, пластиды и базальные тельца ресничек и жгутиков эукариотической клетки были когда-то свободноживущими прокариотическими клетками. Органеллами они стали в процессе симбиоза (рис. 98).

В пользу справедливости этой гипотезы говорит наличие собственных РНК и ДНК в митохондриях и хлоропластах. По своему строению РНК митохондрий сходны с РНК пурпурных бактерий, а РНК хлоропластов ближе к тем, которые имеются у цианобактерий.

Итак, гипотеза абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции с научной точки зрения является наиболее разработанной. Однако до сих пор остаются невыясненными вопросы о том, где и когда происходил абиогенный синтез органических соединений, а также о том, как именно произошёл качественный скачок от неживого к живому. Возможно, дальнейшие исследования *помогут учёным ответить на эти вопросы.*

Клетки зелёных растений с жгутиками или без них

Животные клетки с жгутиками или без них

Примитивные эукариоты

Клетки цианобактерий, предшественники хлоропластов

Бактерии, напоминающие спирохеты, — предшественники жгутиков

Предки эукариотов, содержащие митохондрии

Аэробные прокариоты — предшественники митохондрий

Анаэробные прокариоты (клетка-хозяин)

Рис. 98. Происхождение эукариотической клетки и ее органелл в процессе симбиоза с бактериями



КРЕАЦИОНИЗМ • САМОПРОИЗВОЛЬНОЕ ЗАРОЖДЕНИЕ • АБИОГЕНЕЗ

ПОДУМАЙТЕ

Какие доводы за и против гипотезы панспермии можно привести?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. Почему представление о божественном происхождении жизни нельзя ни подтвердить, ни опровергнуть?
2. Каковы основные положения гипотезы Опарина—Холдейна?
3. Какие экспериментальные доказательства можно привести в пользу этой гипотезы?
4. Какие доводы приводят оппоненты, критикуя гипотезу Опарина—Холдейна?
5. Почему учёные считают гипотезу абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции наиболее приемлемой?
6. Почему учёные считают, что открытия, сделанные при изучении РНК, могут дать ключ к решению проблемы возникновения жизни?

Совершенствуемся



Используя ключевые слова параграфа, постройте основу схемы (ментальной карты), показывающей гипотезы о происхождении жизни. Проиллюстрируйте примерами.

Обсуждаем



Чарлз Дарвин в 1871 г. писал: «Но если бы сейчас ... в каком-либо тёплом водоёме, содержащем все необходимые соли аммония и фосфора и доступном воздействию света, тепла, электричества и т. п., химически образовался белок, способный к дальнейшим, всё более сложным превращениям, то это вещество немедленно было бы разрушено или поглощено, что было невозможно в период до возникновения живых существ».

Обсудите, насколько справедливо это высказывание Дарвина.

Это интересно



Эукариотов «производили» всем миром. На основании сравнения последовательности нуклеотидов в рибосомных РНК учёные пришли к выводу, что все живые организмы можно отнести к трём группам: эукариотам, эубактериям и археям (две последние группы — прокариоты).

Поскольку генетический код во всех трёх группах один и тот же, была выдвинута гипотеза, что они имеют общего предка, которого назвали «прогенот» (т. е. прародитель). Предполагается, что эубактерии и археи могли произойти

от прогенота, а современный тип эукариотической клетки, по-видимому, возник в результате симбиоза древнего эукариота с эубактериями. Впрочем, сейчас всё большую популярность набирает «химерная» гипотеза происхождения эукариотов, согласно которой в построении ядерной клетки приняли участие и археи, добавившие некоторые гены в эукариотический геном.

Таинственный LUCA. В конце XIX в. биолог Эрнст Геккель нарисовал первое «эволюционное дерево» — схему возможного происхождения крупных таксонов, в основание которых он поместил всех прокариотов (которых тогда ещё не разделяли на бактерий и архей). Таким образом, по мнению Геккеля, общим предком всех живых существ была некая «усреднённая» прокариотическая клетка. Позже, в XX в., когда стало ясно, что археи и бактерии — это совершенно разные группы организмов (причём разошедшиеся где-то 3,6 млрд лет назад), американский микробиолог *Карл Вёзе* предположил, что этим общим предком должен был быть некий организм, обладавший свойствами обеих групп. Вёзе назвал его «прогенот», однако сейчас это гипотетическое существо обычно называют именем, которое дали ему исследователи из Канады, — *LUCA* (сокращение от англ. *last universal common ancestor* — последний универсальный общий предок). По мнению учёных, этот *Лука*, обитавший 3,7 млрд лет назад, обладал следующими свойствами:

1. Его клетка была окружена двуслойной мембраной, а носителем генетической информации была одноцепочечная молекула РНК, которая, возможно, могла сама катализировать свою репликацию (т. е. была рибозимом).
2. Генетический код был такой же, как и у современных живых существ: одной аминокислоте соответствовал нуклеотидный триплет.
3. У *Луки* были рибосомы, по строению представлявшие собой что-то среднее между таковыми бактерий и архей. Эти рибосомы осуществляли синтез белка.
4. В качестве универсального энергозапасающего вещества *Лука* использовал молекулы АТФ — следовательно, у него были АТФ-синтетазы, напоминающие те, которые есть у современных прокариотов.
5. *Лука* был экстремофилом — он обитал при температуре 70 °C. Поэтому не исключено, что он обладал толстой клеточной стенкой — она защищала его от столь высоких температур.
6. *Лука* был миксотрофом — он мог осуществлять хемосинтез и одновременно питаться готовой органикой.

Считается, что этот *Лука* обитал на нашей планете в промежутке от 3,9 (когда появились первые следы присутствия жизни) до 3,5 млрд лет. Именно он был последним общим предком бактерий и архей (но при этом вовсе не первым живым существом на Земле, как иногда ошибочно полагают). Ну и конечно же *Лука* не был единственным организмом, это был вид (возможно, род) живых существ, состоявший из тысяч различных популяций, каждая из которых насчитывала десятки (а то и сотни тысяч) особей.

Основные этапы эволюции органического мира на Земле

§28

Вспомните:

1. Что такое эволюция органического мира?
2. Какая взаимосвязь существует между эволюцией неорганического мира и эволюцией биосферы?

Геологическая история Земли. Возраст Земли составляет 4,6—4,5 млрд лет, а первые следы жизни на нашей планете известны из отложений возрастом 3,8 млрд лет. Из этого можно сделать вывод, что скорее всего земная жизнь возникла примерно 4 млрд лет назад.

В геологической истории Земли выделяют длительные промежутки времени — **эоны**. Они, в свою очередь, подразделяются на **эры**, а эры — на **периоды**.

Названия эонов имеют греческое происхождение: *катархей* — ниже древнейшего, *архей* — древнейший, *протерозой* — первичная жизнь, *фанерозой* — явная жизнь. Некоторые эры тоже называются греческими словами, например: *палеозой* — древняя жизнь, *мезозой* — средняя жизнь, *кайнозой* — новая жизнь.

На протяжении каждой эры происходили значительные геологические преобразования (горообразовательные процессы, поднятие и опускание суши, изменение уровня океана и очертаний материков), менялся климат, а после возникновения жизни каждая эра характеризовалась ещё и своеобразием растительного и животного мира.

Данные о развитии жизни на Земле помогает нам получить *палеонтология*. Однако эти данные далеко не полные. Лучше всего палеонтологами изучен последний, фанерозойский эон, который начался 541—542 млн лет назад. Во время этого эона на Земле уже обитали организмы, похожие на современные.

В последнее время появилось достаточно много данных по протерозойскому эону, который начался 2500 млн, а закончился 541 млн лет назад. А вот архей (4,0—2,5 млрд лет назад) изучен куда хуже, поскольку столь древние породы на Земле не так часто встречаются. И совсем мало данных имеется по катархею (4,6—4,0 млрд лет назад), в конце которого жизнь, судя по всему, и появилась. Ниже мы рассмотрим события, происходившие в каждом из эонов, более подробно.

Катархей. Следов жизни в катархее не обнаружено, но, судя по всему, именно в это время происходил абиогенный синтез органических соединений. Видимо,

именно в этом эоне на Земле существовал РНК-мир, который позже сменился первыми прокариотическими организмами.

Архей. О жизни в архее мы судим в основном по наличию в этом эоне пород органического происхождения — графита, известняка, мрамора и др. Считается, что они являются результатом жизнедеятельности прокариотов, господствовавших в то время на нашей планете. В отложениях архея найдены останки прокариотов, способных к фотосинтезу, а также хемотрофов и гетеротрофов.

В результате жизнедеятельности организмов в атмосфере началось снижение содержания метана, аммиака, водорода, и параллельно этому происходило накопление кислорода. Около 3,5 млрд лет назад появились первые бактериальные маты — интересные экосистемы, состоящие из различных прокариотов. Эти маты могли функционировать как единый многоклеточный организм (подробнее о них вы можете прочесть в разделе «Это интересно»).

Архей отличался стабильным влажным и тёплым климатом. Во время этого эона наблюдались активная вулканическая деятельность и интенсивное горообразование. В архее суша Земли три раза собралась в один суперконтинент: это были Ваальбара (3,6—2,8 млрд лет назад), Ур (2,8—2,7 млрд лет назад) и Кенорленд (2,7—2,0 млрд лет назад).

Предполагается, что в конце архея появились эукариоты (2,7 млрд лет назад). А на границе архея и протерозоя были обнаружены самые ранние следы процесса клеточного дыхания и окислительного фосфорилирования (2,5—2,4 млрд лет назад).

Протерозой. В начале протерозоя произошли два важнейших события, которые оказали большое влияние на эволюцию биосферы: появление первых многоклеточных животных (2,1 млрд лет назад) и полового размножения (около 2 млрд лет назад). На протяжении всего этого эона продолжалось усложнение организмов, совершенствовались способы питания и размножения.

Протерозойский эон был не столь ровным и стабильным по климатическим условиям, как предшествовавший ему архей. Он начался с масштабного оледенения (гуронского), которое, наверное, было самым долгим за всю историю



Рис. 99. Жизнь в протерозое: *1* — многоклеточная водоросль; *2* — первые губки (появились в начале кембрия); *3* — вендобионт цикломедуза (похожая на медузу, но ей не являвшаяся); *4, 5* — вендобионт вернанималкула (похожая на кольчатого червя, но таковым не являвшаяся); *6* — вендобионт чарния (похожая на перистый коралл, но таковым не являвшаяся); *7*— вендобионт сприггина (похожая на трилобита, но таковым не являвшаяся)

Земли (2,4—2,1 млрд лет назад). После этого произошло потепление, которое вновь сменилось ледниковой эпохой (криогений, 720—635 млн лет назад). Это похолодание было самым масштабным — во время него ледники доходили до экватора.

Суша в протерозое также не была стабильной — на протяжении этого эона возникали и распадались различные суперконтиненты: Нуна (1,8—1,2 млрд лет назад), Родиния (1100—750 млн лет назад) и Паннотия (600—540 млн лет назад). При этом большая часть суши была достаточно низкой — в отличие от более поздних эпох, интенсивного горообразования в протерозое не было.

Широко распространены и многообразны были водоросли. Возникли формы многоклеточных водорослей, которые вели прикреплённый образ жизни и имели сложно дифференцированное слоевище, или таллом.

Что касается представителей животного мира, то их история в протерозое была не менее увлекательной, однако более загадочной. В этом периоде насчитывается по крайней мере три фаунистических комплекса, в состав которых входили макроскопические животные. Это габонская (франсвильская), о которой подробно рассказывается на с. 203, хайнаньская и эдиакарская (вендская) фауна (рис. 99).

Представители хайнаньской биоты (840—740 млн лет назад) достигали нескольких сантиметров в длину при диаметре 2 см в ширину и, по-видимому, имели форму сегментированных трубок, часто бокаловидных, с расширениями на конце. Считается, что эти организмы были прикреплёнными. Эти существа также вымерли, не оставив прямых потомков.

Однако самая богатая протерозойская фауна была найдена палеонтологами в отложениях на Эдиакарских холмах в Южной Австралии. Возраст этих пород составлял 635—542 млн лет. Эту биоту назвали эдиакарской или вендской (поскольку одновременно эти существа были найдены в Карпатах, где некогда обитали древние племена венедов). Некоторые вендобионты достигали 50 см в длину при ширине в 8—10 см и толщине в 2—3 см. Их форма была самой разнообразной — это были либо радиально-симметричные (дискообразные, мешкообразные), либо двусторонне-симметричные со сдвигом (похожие на матрасы, ветви деревьев, перья) существа.

Интересно, что на протяжении большей части венда в эдиакарской биоте совсем не было хищников! Учёные сделали такой вывод на основании того, что на телах вендобионтов не было обнаружено никаких повреждений.

Получается, что вендобионты либо мирно «паслись» на поверхности бактериальных скоплений (матов), всасывая или соскрёбывая питательные вещества всей нижней поверхностью тела, либо поглощали питательные вещества прямо из воды (это делали дисковидные формы, которые плавали, подобно современным медузам). Не исключено также, что некоторые вендобионты питались за счёт живших в их телах симбиотических водорослей или хемоавтотрофных бактерий, как это делают современные вестиментиферы (см. § 21).

Систематическое положение вендобионтов до сих пор остаётся неясным. По мнению большинства палеонтологов, они являются многоклеточными живот-

ными, но относящимися к полностью вымершим и не оставившим потомков типам. Учёные указывают, что у этих существ совсем отсутствовала мускулатура, а также пищеварительная и нервная системы, чего никогда не наблюдается ни у одного из типов современных животных.

Другие исследователи обращают внимание на то, что некоторые из позднейших представителей эдиакарской фауны были не похожи на остальных, зато имели некоторое сходство с примитивными моллюсками, многощетинковыми червями и асцидиями. Поэтому не исключено, что вышеупомянутые группы животных на самом деле произошли от этих поздних вендобионтов. Тем не менее их предки, как и другие представители эдиакарской фауны, вымерли 542 млн лет назад, уступив место современным животным.

Все вышеописанные флористические и фаунистические сообщества обитали в воде. Однако суша в протерозое не была совсем безжизненной. Учёные находят в сухопутных отложениях того времени следы жизнедеятельности различных бактерий. Некоторые из них образовывали симбиотические сообщества, похожие на современные лишайники, в которых роль водоросли играли цианобактерии, а гриба — интересные прокариоты актиномицеты, способные образовывать длинные нитевидные колонии. В местах жизни этих микроорганизмов происходили самые первые процессы почвообразования.

На протяжении всего протерозоя продолжалось накопление кислорода в атмосфере и обогащение кислородом вод, что способствовало появлению более высокоразвитых организмов.

Последний эон, который называют **фанерозойским,** начался 541 млн лет назад и продолжается по сей день. Его открывает палеозойская эра, в начале которой сформировались все группы современных животных.

Палеозой. В *палеозое* — эре древней жизни — выделяют следующие периоды: кембрийский (**кембрий**), ордовикский (**ордовик**), силурийский (**силур**), девонский (**девон**), каменноугольный (**карбон**) и пермский (**пермь**).

В начале палеозоя жизнь господствовала в основном в морях. На суше в то время появились первые лишайники, среди которых обитали какие-то неизвестные черви — палеонтологи часто находят их норки, а также следы передвижения по грязи, но сами животные ещё ни разу не были обнаружены учёными.

В морях ***кембрия*** (541—485 млн лет назад) господствовали многочисленные водоросли; животный мир был представлен как донными (такими, как коралловые полипы, губки, черви, археоциаты, различные иглокожие и членистоногие), так и плавающими (медузы, граптолиты, морские стрелки) организмами. В позднем кембрии появляются головоногие моллюски, а также первые позвоночные — панцирные круглоротые, отдалёнными потомками которых являются современные миноги и миксины (рис. 100).

В начале ***ордовика*** (485—443 млн лет назад) произошло сильное затопление суши, в результате чего бо́льшая её часть покрылась огромными болотами. Однако в середине этого периода океан отступил, и суша вернула свои «утраченные территории». В морях были распространены членистоногие и головоногие моллюски, а также панцирные бесчелюстные. В конце этого периода произошло первое



Рис. 100. Жизнь в раннем палеозое: *1* — археоциаты (родственники губок), кембрий; *2* — четырёхлучевой коралл, силур; *3* — ракоскорпион (предок паукообразных), силур; *4* — головоногий моллюск ортоцерас, ордовик; *5* — морские лилии (представители типа иглокожие), кембрий; *6, 7, 8* — панцирные круглоротые, ордовик — силур; *9* — одиночные кораллы ругозы, кембрий; *10* — ранний трилобит, кембрий; *11* — поздний трилобит, силур; *12* — раковина аммонита, силур

значительное вымирание фауны — исчезло множество семейств иглокожих, моллюсков и кораллов.

В следующем периоде, ***силуре*** (443—419 млн лет назад) произошло два знаменательных события: выход растений на сушу и появление первых челюстноротых позвоночных — это были панцирные рыбы *акантоды*. Первые наземные растения — *куксониевые* занимали промежуточное положение между водорослями и наземными сосудистыми растениями. Они уже имели проводящую систему, но дифференциации на органы у них ещё не произошло. Дальнейшая эволюция растений на суше была направлена на дифференцировку таллома на органы и совершенствование полового размножения. В конце силура появились первые костнохрящевые рыбы.

На смену силуру пришел ***девон*** (419—358 млн лет назад). Во время этого периода в результате слияния Северо-Американской и Восточно-Европейской платформ образовался суперконтинент Лавруссия (его иногда также называют материком Древнего красного песчаника). Просторы Лавруссии покрывали заросли потомков куксониевых — *риниофитов*, которые были очень похожи на современные мхи (рис. 101). Именно эти растения создали первую в истории Земли настоящую почву современного типа.

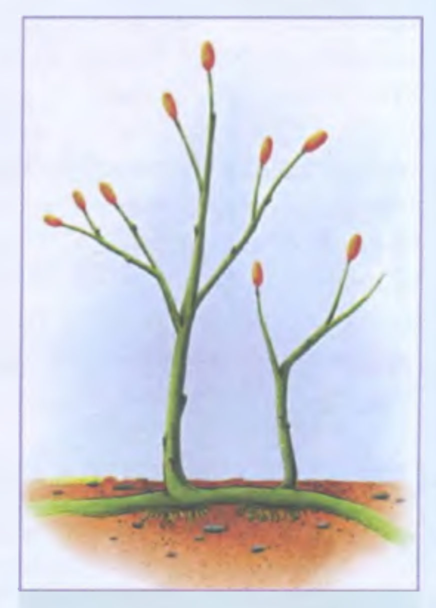


Рис. 101. Риниофиты

В прибрежных морях этого континента обитали различные членистоногие, головоногие мол-

люски, а также недавно появившиеся *кистепёрые* и *двоякодышащие рыбы*. В конце девона в морях появляются первые костистые и хрящевые рыбы. Тогда же начинается «выход» многих групп животных на сушу. Её заселяют паукообразные и насекомые, а также странные существа вроде ихтиостеги и акантостеги (рис. 102) — промежуточные формы между кистепёрыми рыбами и земноводными. Впрочем, настоящими сухопутными животными их всё-таки нельзя называть, поскольку бо́льшую часть времени они проводили в мелких водоёмах и покидали их только для того, чтобы переползти из одного в другой.

В конце девона риниофиты вымирают, и на их место приходят первые хвощи, плауны и папоротники, леса из которых были широко распространены на просторах Лавруссии. В морях исчезают представители некоторых отрядов беспозвоночных, а также вымирают панцирные бесчелюстные и акантоды.

Во время следующего периода — ***карбона*** (358—298 млн лет назад) экваториальные области Лавруссии по-прежнему были покрыты заболоченными лесами из древовидных папоротников, хвощей и плаунов. Эти стоящие в воде леса изобиловали насекомыми и земноводными (рис. 103). Среди деревьев порхали гигантские летучие тараканы, стрекозы *меганевры*, размах крыльев которых достигал полуметра, и не менее крупные подёнки. Внизу, среди гниющей растительности, суетились гигантские *артроплевры* — дальние родичи многоножек. В подлеске встречались также многочисленные арахниды: метровый *пульмоноскорпий*, не менее гигантские пауки и огромные предки клещей.

Таких больших размеров в этот период насекомые смогли достигнуть из-за того, что доля кислорода в атмосфере тогда была намного большей, чем сейчас, — 35% против 21% в наши дни. Только при таком количестве этого газа в воздухе трахеи членистоногих карбона могли снабжать им каждую клетку гигантского организма своих хозяев.

Тем не менее, несмотря на огромные размеры, членистоногим приходилось опасаться огромных амфибий из группы *лабиринтодонтов* (некоторые из этих земноводных достигали в длину пяти метров), которые охотились на эту крупную добычу из засады.

Интересно, что из-за высокой влажности в лесах карбона, которая препятствовала нормальному снабжению кислородом бактерий и грибов, осуществлявших разложение древесины, стволы погибших гигантских папоротников, хвощей и плаунов падали вниз. Постепенно они накапливались, и через некоторое время из этой органики сначала образовывался торф, потом бурый, а потом и каменный уголь (под действием высокого давления окружающих пород

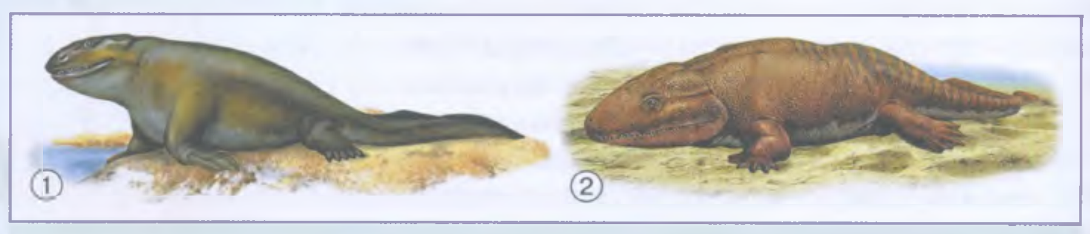


Рис. 102. Позднепалеозойские амфибии: *1* — ихтиостега, девон; *2* —лабиринтодонт педерпес, карбон



Рис. 103. Жизнь в позднем палеозое: *1* — кистепёрая рыба остеолепис, девон; *2* — лабиринтодонт бранхиозавр, поздний карбон — пермь; *3* — гигантская стрекоза меганевра, карбон; *4* — зверозубый ящер иностранцевия, пермь; *5* — пеликозавр диметродон, пермь; *6* — парейазавр; *7* — трематозавр, земноводное (а вовсе не рептилия) ранней перми

земной коры и сравнительно высокой температуры). Из-за того, что именно в карбоне сформировалось большинство угольных месторождений Земли, этот период и получил своё название.

В умеренных зонах континента Древнего красного песчаника произрастали первые голосеменные. Они могли поселяться в более сухих местах, так как их размножение не зависело от наличия воды. Именно в этих сообществах, судя по всему, появились древние рептилии — котилозавры, которых можно считать первыми по-настоящему наземными позвоночными.

В конце карбона тёплый климат несколько «испортился» — в Южном полушарии произошло весьма масштабное оледенение. Именно оно уничтожило многие из влажных лесов, образованных папоротниками, плаунами и хвощами. Вместе с ними исчезли и многие лабиринтодонты. Количество кислорода в атмосфере также упало, и это привело к вымиранию гигантских насекомых. Море в конце карбона отступило от суши, и Лавруссия, слившись с несколькими другими континентами поменьше, превратилась в Пангею — самый большой континент Земли из всех, которые когда-либо существовали.

Климат последнего периода палеозоя — ***пермского*** (298—252 млн лет назад) был суше и прохладнее карбонового. Это привело к окончательному вытеснению папоротникообразных голосеменными растениями. Однако и площадь их лесов сильно сократилась, на суше возникли первые пустыни современного типа. По этим ландшафтам бродили многочисленные пресмыкающиеся: покрытые вместо чешуи редкой шерстью *терапсиды* — вероятные предки млекопитающих, огромные неповоротливые *парейазавры* — родственники черепах, а также юркие и подвижные *зауроморфы*, от которых потом произойдут все основные группы рептилий. В этом периоде появились такие крупные группы насекомых, как жуки и ручейники.

Конец перми был отмечен массовым вымиранием, в ходе которого исчезли крупные морские моллюски, трилобиты, кораллы, иглокожие, многие земноводные и примитивные рептилии. Считается, что пермско-триасовое вымирание было самым крупным в истории нашей планеты. До сих пор не совсем понятно, что именно его спровоцировало, однако большинство учёных считают, что это вымирание было вызвано действием не одного, а нескольких факторов. Среди них могли быть такие, как изменение климата, дальнейшее отступление моря, активизация вулканов в связи с интенсивным горообразованием и, наконец, неустойчивость природных сообществ, которая была вызвана бурным видообразованием.

Пермский период завершил палеозойскую эру, на смену которой пришла мезозойская.

Мезозой. *Мезозой* — эру средней жизни — справедливо называют эрой господства голосеменных растений и пресмыкающихся, завоевавших воду, сушу и воздух. В мезозойской эре выделяют **триасовый**, **юрский** и **меловой** периоды.

В ***триасе*** (250—200 млн лет назад) климат стал более тёплым, чем в перми, оставаясь при этом достаточно сухим. Такое потепление вызывало высыхание многих внутренних морей, а в оставшихся водоёмах вырос уровень солёности.

В этом периоде закончилось формирование Пангеи (рис. 104), а океан начал вновь наступать на сушу. На древнем суперконтиненте произошли ослабление климатической зональности и сглаживание температурных различий, в результате чего вся Земля стала, по сути дела, одной большой климатической зоной, похожей на современные субтропики. Такая ситуация сохранялась на протяжении всей мезозойской эры. Она привела к тому, что Землю заселили голосеменные растения современного типа — гинкговые, саговниковые, гнетовые и современные хвойные.

На суше появляются новые группы рептилий, среди которых доминирующее положение занимают представители отряда *архозавры*. Именно от них в конце периода произошли динозавры, а также крокодилы. Один из таких ранних триасовых динозавров — *протоавис* — является предком всех современных птиц.

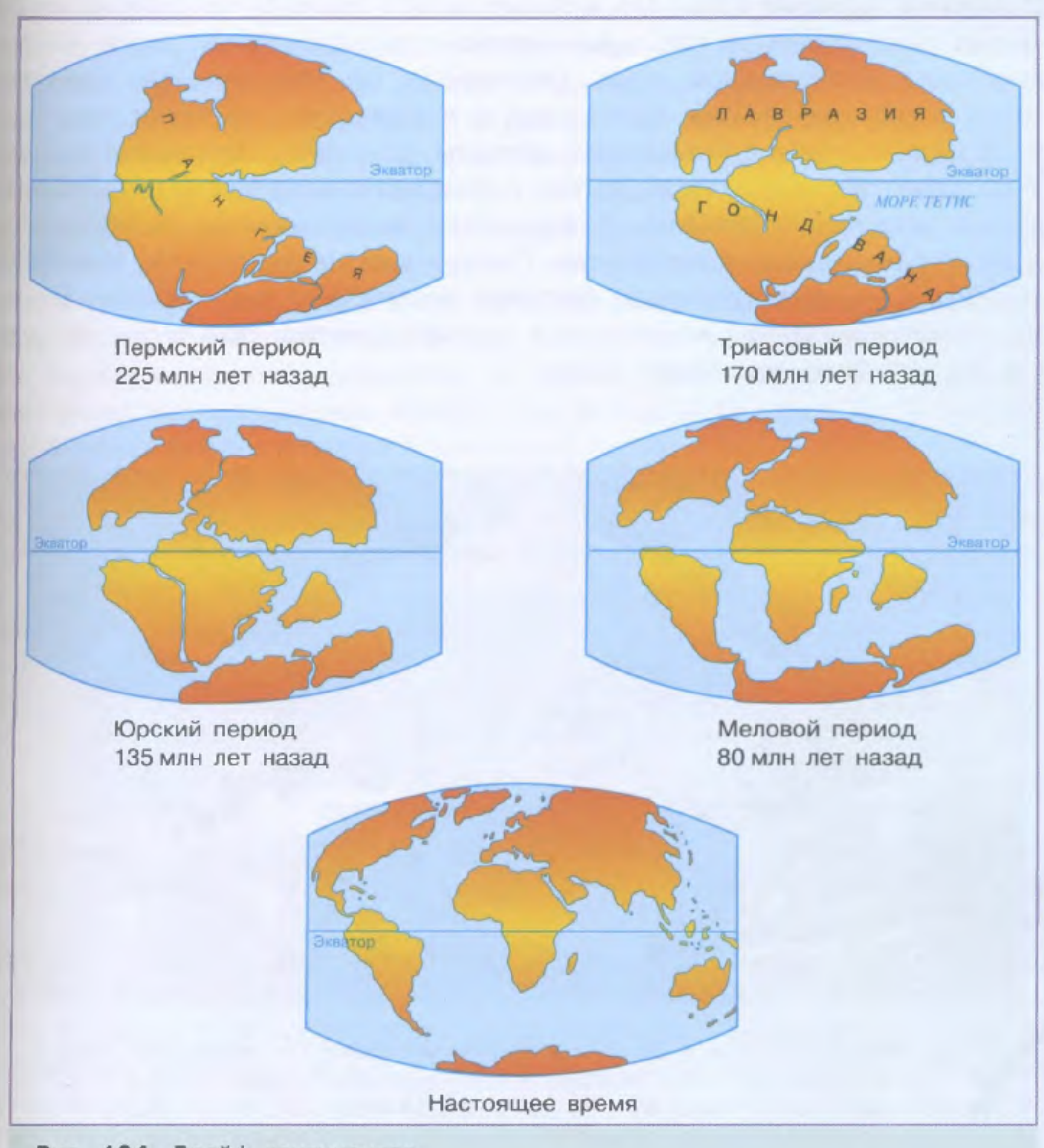


Рис. 104. Дрейф континентов

В конце триаса от терапсид произошли первые яйцекладущие млекопитающие. Для них были характерны такие признаки, как постоянная температура тела, кормление детёнышей молоком, четырёхкамерное сердце, дифференцировка зубов. Разнообразие триасовых насекомых пополнили появившиеся в этот период представители отрядов двукрылых, перепончатокрылых и прямокрылых.

В триасовых морях доминировали рептилии, среди которых наиболее заметными были черепахи и похожие на дельфинов *ихтиозавры*. Все эти группы рептилий не были родственниками динозавров, более того, как раз именно они и «не пускали» динозавров в море на протяжении всего мезозоя. Среди морских беспозвоночных того времени преобладали головоногие моллюски, такие как *наутилоидеи*, *белемниты*, *аммониты*. Появилось также много новых групп двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

В ***юрском периоде*** (201—145 млн лет назад) единый суперконтинент Пангея начал распадаться на отдельные континентальные блоки, между которыми образовались мелководные моря. Обитающие на этих участках суши такие потомки завроморфов, как *динозавры* и *птерозавры*, достигли пика своего разнообразия и стали властелинами планеты (рис. 105). Динозавры доминировали на суше, обитали в лесах, озёрах и болотах, а птерозавры были хозяевами воздуха и морских побережий. Разные виды динозавров могли передвигаться на двух или на четырёх конечностях. Однако всех их объединяло наличие двух ароморфозов — теплокровности (которая возникла у них в конце триаса), а также положения задних конечностей непосредственно под телом (из-за чего они и могли ходить на задних лапах).



Рис. 105. Динозавры и другие рептилии мезозоя: *1* — ихтиозавр, триас; *2* — плезиозавр, мел; *3* — позднемеловой динозавр стиракозавр; *4* — птерозавр рамфоринх, юра; *5* — позднемеловой птерозавр птеранодон, *6* — позднеюрский динозавр апатозавр; *7* — динозавр стегозавр, юра

Птерозавры юрского периода были весьма разнообразны, они включали в себя и небольших хвостатых *рамфоринхов*, питавшихся насекомыми, и более крупных рыбоядных бесхвостых *птеродактилей*. В конце юры мелкие птерозавры вымирают. Учёные считают, что это было связано с появлением первых птиц современного типа (*веерохвостых*), которые оказались более успешными в конкурентной борьбе с этими рептилиями. Однако вместе с ними в юре обитали и *ящерохвостые* птицы (из них наиболее известен *археоптерикс*, которого раньше ошибочно считали предком всех птиц) — другая ветвь эволюции пернатых, оказавшаяся тупиковой.

Рядом с этими рептилиями и птицами жили примитивные млекопитающие — маленькие юркие зверьки, покрытые шерстью, которые старались не попадаться на глаза динозаврам и птерозаврам. В юре произошло разделение зверей на плацентарных и сумчатых: *юрамайя* — самое древнее плацентарное млекопитающее — была найдена в слоях возрастом в 160 млн лет, а самое древнее сумчатое — *синодельфис* — появилось 180 млн лет назад. Эти млекопитающие были в основном насекомоядными, хотя некоторые из них, возможно, охотились на появившихся в ранней юре *ящериц* — представителей отряда чешуйчатых от которых в начале следующего периода произошли *змеи*.

Последний период мезозойской эры — ***меловой*** (145,0—66,0 млн лет назад) — по праву считают временем самых драматических перемен, навсегда изменивших облик нашей планеты. В течение этого периода продолжался раскол материков: Лавразия и Гондвана, образовавшиеся вследствие раскола Пангеи, распадались на части, Южная Америка и Африка удалялись друг от друга, расширяя новообразованный Атлантический океан. В Южном полушарии произошло разделение Индии, Австралии и Антарктиды, в результате которого начал формироваться Индийский океан.

В экосистемах мелового периода также произошли резкие изменения. Так, в начале мела появились цветковые растения, которые в середине периода заняли доминирующее положение в экосистемах, вытеснив предыдущих доминантов — голосеменных. С тех пор эти растения обитают лишь там, где покрытосеменным сложно произрастать (на бедных почвах, в холодном климате и т. п.). Экспансия цветковых растений не только привела к массовому вымиранию многих насекомых, которые имели трофические связи с голосеменными, но и стимулировала появление новых видов опылителей среди двукрылых, чешуекрылых и перепончатокрылых. Именно тогда возникли такие общественные насекомые, как пчёлы, осы и муравьи.

Взрыв видового разнообразия насекомых привёл к появлению насекомоядных птиц. Млекопитающие тоже отреагировали на фитоценотический кризис — среди них появились первые травоядные формы. Аналогичной была и реакция динозавров — возникли виды, специализирующиеся на питании травянистыми растениями (например, *трицератопс*).

Тем временем в морских экосистемах произошла смена консументов высших порядков — вымерших в середине мела ихтиозавров сменили *плезиозавры* и *мозазавры*, а также некоторые другие группы водных рептилий (которые, как мы помним, не были динозаврами). В конце мела к этой разношёрстной

«компании» добавились новые хищники — акулы современного типа (кстати, меловые акулы были самыми крупными за всю историю группы).

Однако самое сильное изменение в земных экосистемах произошло в конце мелового периода. Это было массовое вымирание многих видов животных. В морях вымерли аммониты и белемниты, почти все морские рептилии (кроме мозазавров, которые исчезли уже в палеогене), некоторые группы брюхоногих и двустворчатых моллюсков, кораллов и фораминифер. Скопления панцирей последних образовали огромные залежи мела, по которым и был назван период. На суше полностью вымерли такие группы, как птерозавры и динозавры.

Причины этого вымирания до сих пор не понятны. Некоторые учёные связывают их с падением в тот момент на Землю крупного метеорита, который мог вызвать кратковременное похолодание (следов которого пока что обнаружить не удалось). Другие считают, что в этой катастрофе может быть виновна активизация вулканической деятельности, сопровождавшая усиление дрейфа континентов в конце мела.

Среди биологов есть и такие, которые полагают, что вымирание было так или иначе спровоцировано изменениями в меловых экосистемах, и в первую очередь среднемеловым фитоценотическим кризисом. Кардинальная смена продуцентов всегда вызывает изменение состава всех участников пищевых цепочек, в результате которой одни виды могут быть заменены другими.

Такая замена происходит по-разному. В некоторых случаях имело место прямое конкурентное вытеснение (появившиеся насекомоядные птицы вытеснили из этой ниши менее манёвренных птерозавров), в некоторых — превращение хищника в жертву (считается, что медленных плезиозавров и некоторых других меловых водных рептилий «съели» появившиеся скоростные гигантские акулы). Исчезновение некоторых групп могло быть связано с воздействием не на взрослых особей, а на детёнышей — есть предположение, что динозавры вымерли из-за того, что появившиеся в конце мела первые хищные млекопитающие начали охотиться на их детёнышей, которых родители не могли защитить из-за огромной разницы в размерах.

Итак, некоторые палеонтологи считают виновниками мел-палеогенового вымирания абиотические факторы, а некоторые склоняются к тому, что его спровоцировали биотические причины. Немало и тех, кто считает, что на позднемеловые экосистемы было оказано комплексное воздействие.

Мел-палеогеновое вымирание завершило мезозойскую эру, на смену которой пришел кайнозой.

Кайнозой. *Кайнозой* — эра новой жизни. Она началась 66 млн лет назад и продолжается до настоящего времени. В кайнозойской эре выделяют следующие периоды: **палеоген**, **неоген** и **антропоген** (который также иногда называют *четвертичным периодом*).

В ***палеогеновом*** периоде (66—23 млн лет назад) климат был такой же, как и в меловом, — тёплый и ровный, с отсутствием зональности. Континенты, образовавшиеся в результате раскола Лавразии и Гондваны, уже сильно разошлись, образовав современные океаны.

В палеогене млекопитающие заняли господствующее положение, приспособившись к различным условиям жизни на суше. В конце этого периода произошло одно событие, последствие которого в дальнейшем изменило весь мир: среди представителей возникшего ещё в конце мела отряда приматов появился *грифопитек* — обезьяна, ставшая предком всех человекообразных приматов, в том числе и людей. В морях палеогена появились первые китообразные (а в конце периода — ластоногие), которые заняли ниши мезозойских морских рептилий.

Большого эволюционного успеха также достигли и птицы, среди которых появились практически все современные отряды. И наконец, именно в палеогене начался расцвет головоногих моллюсков с редуцированной или вовсе исчезнувшей раковиной — осьминогов, каракатиц и кальмаров.

В конце палеогена началось некоторое похолодание, в частности, в сильно приблизившейся к Южному полюсу Антарктиде образовались первые ледяные шапки.

В ***неогене*** (2,3—2,5 млн лет назад) климат начал стремительно портиться, образовалась зональность, которая наблюдается на Земле и по сей день. В результате похолодания теплолюбивые растения отступили к экватору, а их место заняли более холодостойкие листопадные виды. По мере того как климат становился всё более сухим, леса уступали место открытым пространствам, покрытым травянистыми растениями.

Млекопитающие в этом периоде освоили и воздух — появились первые представители отряда рукокрылых. Плацентарные оттеснили на периферию всех остальных млекопитающих, которые сохранились лишь там, куда представители этой группы не смогли добраться. Фауна этого периода была уже очень похожа на современную, хотя ещё существовали такие реликты, как *мастодонт, гиппарион, индрикотерий, саблезубый тигр*. Однако большинство этих реликтовых форм вымерло в самом конце периода (рис. 106).

В связи с процессом сокращения лесов некоторые группы древних обезьян — потомков палеогенового грифопитека — начали осваивать наземную среду. Среди них выделились австралопитеки, которые в дальнейшем стали прямыми предками человека (но это произошло уже в следующем периоде).

В ***антропогене*** (2,5 млн лет тому назад — ныне) очертания континентов приняли те формы, которые сохраняются и поныне. В этом периоде произошло мощное похолодание. Территория Евразии и Северной Америки четырежды подвергалась сильным оледенениям. Началось всё с того, что около 100 тысяч лет назад на месте современной Норвегии появилась ледяная шапка, которая стала расползаться в стороны. Наступающие льды погребали под собой всё новые и новые территории, вытесняя обитавших там животных и растения в другие места. Со временем на больших пространствах Европы, Азии и Северной Америки образовалась настоящая ледяная пустыня.

Местами толщина ледника достигала двух километров. Впрочем, иногда он несколько сокращался (и тогда наступала межледниковая ***эпоха***), но потом снова продвигался на юг.



Рис. 106. Жизнь в палеогене и неогене: *1* — предок лошадей фенакодус, ранний палеоген; *2* — его позднепалеогеновый потомок эогиппус; *3* — неогеновая трёхпалая лошадь гиппарион; *4* — ранненеогеновый жираф палеотранус; *5* — саблезубый тигр смилодон, поздний неоген — антропоген; *6* — поздненеогеновый жираф сиватерий; *7* — гигантский носорог индрикотерий, палеоген; *8* — палеогеновый слон меритерий; *9* — неогеновый слон ананкус

Последний ледниковый период закончился 11,7 тыс. лет назад, и после него началась межледниковая эпоха с относительно стабильным климатом (***голоцен***). Её начало было отмечено вымиранием большого количества видов животных, а середина — становлением человеческой цивилизации и началом её технического развития. Каким же будет её конец, зависит в первую очередь от человечества.



ЭОН • ЭРА • ПЕРИОД • КАТАРХЕЙ • АРХЕЙ • ПРОТЕРОЗОЙ • ФАНЕРОЗОЙ • ПАЛЕОЗОЙ • МЕЗОЗОЙ • КАЙНОЗОЙ • КЕМБРИЙ • ОРДОВИК • СИЛУР • ДЕВОН • КАРБОН • ПЕРМЬ • ТРИАС • ЮРА • МЕЛ • ПАЛЕОГЕН • НЕОГЕН • АНТРОПОГЕН

ПОДУМАЙТЕ

1. Чем можно объяснить процветание папоротникообразных в карбоне и их постепенное вымирание к концу палеозойской эры?
2. Почему покрытосеменные растения и млекопитающие занимают господствующее положение на Земле в настоящее время?

Моя лаборатория

Тренируемся



1. На какие эры делят историю Земли?
2. Как деятельность живых организмов повлияла на изменение состава атмосферы планеты?
3. Какие условия способствовали выходу растений и животных на сушу?
4. Какие важнейшие ароморфозы вы можете выделить в эволюции животных и растений?

Совершенствуемся



Изучив § 28, иллюстрацию «Геологическая история Земли» (рис. 107 на с. 236—237) и материалы из доступных информационных источников, примите участие в диспуте «Возникновение и развитие жизни на Земле». Выскажите свою точку зрения по этому вопросу.

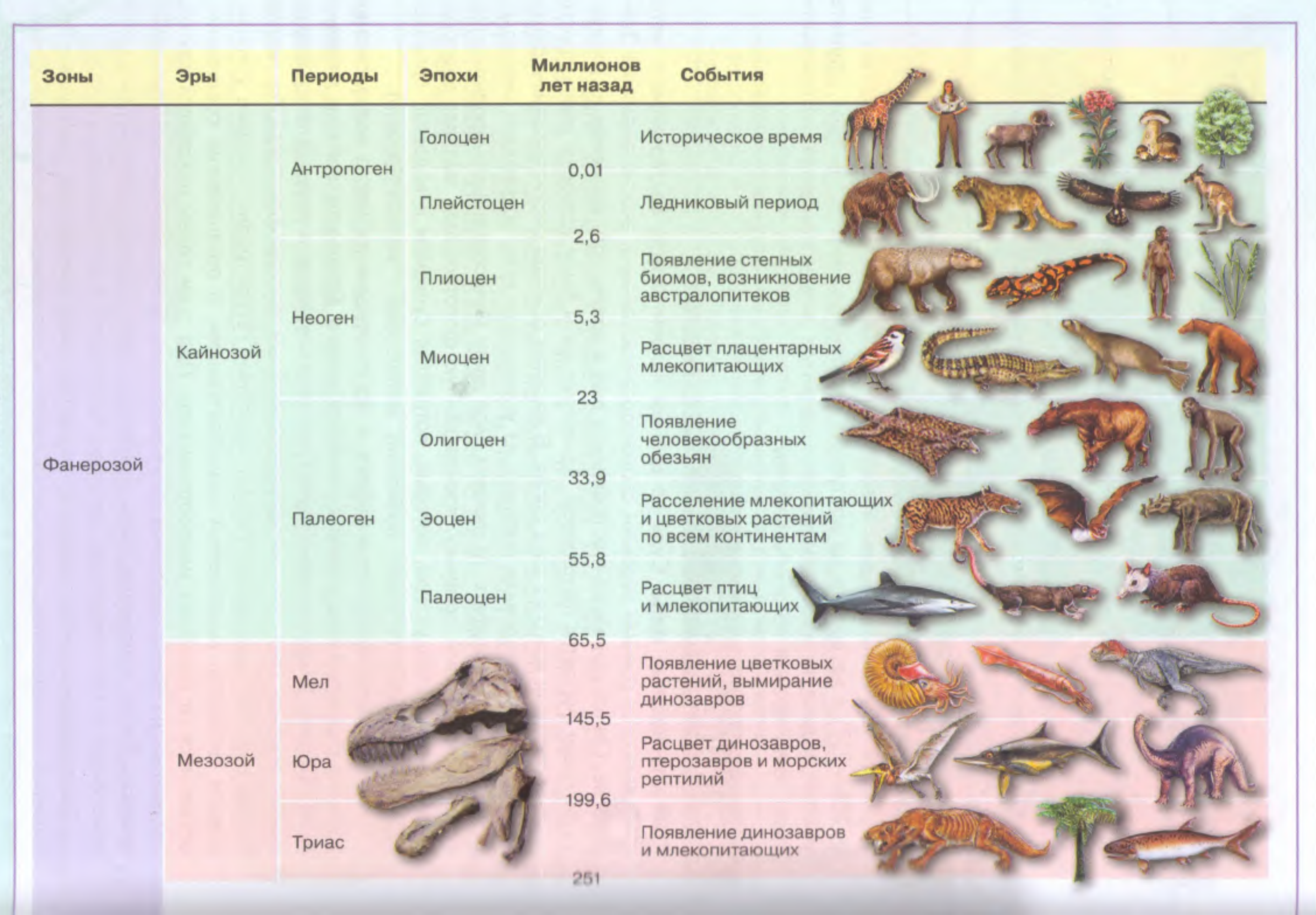
Это интересно



Бактериальные маты. Судя по данным палеонтологов, бактериальные маты являются самыми первыми сложноорганизованными экосистемами на Земле. Самые ранние из них появились ещё в архее, хотя временем их расцвета по праву считается протерозой. Архейские маты были устроены очень просто — они состояли всего из двух слоёв. В верхнем обитали бескислородные фототрофы. Они синтезировали органику из углекислого газа, потребляли сероводород и выделяли сульфаты. В нижнем слое жили микроорганизмы-бродильщики, которые потребляли органику, произведённую фототрофами, выделяя водород, а также сульфатредукторы, которые, потребляя сульфаты и водород, производили сероводород (а также, возможно, метаногены с метанотрофами).

Именно по строматолитам учёные и могут определить место расположения древнего бактериального мата (поскольку ничего другого от него не сохраняется). Позже, в протерозое, структура мата несколько усложнилась. Теперь самый верхний слой стал состоять из аэробных фототрофов (цианобактерий). Кроме них, там ещё присутствовали аэробные гетеротрофы, которые утилизировали кислород, выделяемый цианобактериями, и органические соединения, оставшиеся от погибших микроорганизмов. Под этим слоем находился другой, состоящий из бескислородных фотосинтетиков, а под ним — слой хемосинтетиков. Такие изменения были связаны с превращением восстановительной атмосферы в окислительную, которое произошло в протерозое.

Бактериальные маты пережили все катаклизмы фанерозоя, глобальные потепления и оледенения, дрейф континентов и активизацию вулканизма. Сейчас они весьма распространены в экстремальных экологических нишах, где отсутствует конкуренция со стороны эукариотов: солёных озёрах, гидротермальных источниках и даже на побережьях ледяных морей Антарктиды.



Зоны	Эры	Периоды	Эпохи	Миллионов лет назад	События
Фанерозой	Кайнозой	Антропоген	Голоцен	0,01	Историческое время
			Плейстоцен	2,6	Ледниковый период
		Неоген	Плиоцен	5,3	Появление степных биомов, возникновение австралопитеков
			Миоцен	23	Расцвет плацентарных млекопитающих
		Палеоген	Олигоцен	33,9	Появление человекообразных обезьян
			Эоцен	55,8	Расселение млекопитающих и цветковых растений по всем континентам
			Палеоцен	65,5	Расцвет птиц и млекопитающих
	Мезозой	Мел		145,5	Появление цветковых растений, вымирание динозавров
		Юра		199,6	Расцвет динозавров, птерозавров и морских рептилий
		Триас		251	Появление динозавров и млекопитающих

Рис. 107. Геологическая история Земли

Фанерозой	Палеозой	Пермь	251	Похолодание, массовое вымирание, появление зверозубых рептилий
		Карбон	299	Древовидные папоротники, появление рептилий
		Девон	359	Появление костистых рыб, гигантских насекомых и наземных позвоночных
		Силур	416	Появление наземных растений, расцвет ракоскорпионов
		Ордовик	444	Отступление моря, начало колонизации суши
		Кембрий	488	«Кембрийский взрыв» — появление всех современных типов животных
Протерозой		Венд	542	Эдиакарская фауна
			635	
			1800	Первые эукариоты
Архей			2500	
			2700	Появление кислорода в атмосфере
			3500	Бактериальные маты, метановый кризис
			3850	Первые следы жизни
Катархей			4600	Возникновение Земли

§ 29 Эволюция человека

Вспомните:

1. Каково систематическое положение человека?
2. Какие черты сходства и различия между человеком и животными вы можете назвать?

Развитие взглядов на происхождение человека. Эволюция человека, или **антропогенез** (греч. *anthropos* — человек, *genesis* — развитие), — это часть биологической эволюции, которая привела к появлению человека разумного (*Homo sapiens*). Однако этот процесс качественно отличается от эволюции других видов организмов, так как является результатом взаимодействия биологических и социальных факторов.

С древних времён люди интересовались вопросами своего происхождения. У разных народов и племён существуют различные легенды, сказания, предания, объясняющие сходство между человеком и животными. Религиозные учения также выдвигают различные версии происхождения человека. Однако научное решение этой задачи учёные смогли сформулировать лишь на основе теории эволюции (табл. 3).

Таблица 3

Религиозные и научные объяснения причин сходства между человеком и животными

Религиозные	Научные
Замысел Творца непостижим для людей, в него можно лишь верить	Происхождение человека познаваемо. Его можно установить благодаря проведению научных исследований
Животные и человек сотворены независимо друг от друга. Черты их сходства поверхностны	Глубокое сходство в строении и психике человека и животных свидетельствует об их родстве

История взглядов на происхождение человека гораздо древнее самой науки о происхождении человека — антропологии, которая возникла на рубеже XVIII–XIX вв.

Уже философы античного мира обсуждали вопросы о появлении человека и его месте в природе. Например, Аристотель из Стагиры считал, что предками человека были животные. Известный древнеримский врач *Клавдий Гален* (ок. 129 — ок. 217) также признавал близость человека к животным, делая этот вывод на основе изучения анатомического строения людей и млекопитающих.

Карл Линней пошёл намного дальше по сравнению со своими предшественниками. В 1735 г. в своей книге «Система природы» он выделил род людей с одним видом — **человек разумный** (*Homo sapiens L.*) и поместил его в отряд приматов вместе с низшими и высшими обезьянами. В 1760 г. Линней даже опубликовал работу «Родственники человека», в которой подчёркивал сходство человека и обезьян.

Жан Батист Ламарк в своём труде «Философия зоологии» (1809) указывал на родство человека с обезьянами и предполагал, что человек произошёл от древних человекообразных обезьян в результате перехода к прямохождению, причём стадный образ жизни первобытных людей способствовал развитию речи.

Значительный вклад в решение проблемы антропогенеза внёс Чарлз Дарвин. В своих трудах «Происхождение человека и половой отбор» (1871) и «Выражение эмоций у человека и животных» (1872) он на большом фактологическом материале показал поразительное сходство человека с животными вообще и с человекообразными обезьянами в частности (последнее сходство было особенно велико). На основании этого он пришёл к выводу о наличии у обезьян и человека общего предка, обратив внимание на влияние социальных факторов в эволюции человека.

Таким образом, учёные на основе полученных фактов сходства человека и животных пришли к выводу об их родстве (табл. 4).

Таблица 4

Черты сходства человека с другими видами организмов

Признак	**Организмы, имеющие данный признак**
Генетический код	Все организмы
Клеточное строение	Все организмы
Клеточное ядро	Все эукариоты
Многоклеточный организм	Все многоклеточные
Вторичная полость тела	Все высшие многоклеточные животные
Позвоночник — осевой скелет	Все позвоночные
Зародышевые оболочки	Рептилии, птицы, млекопитающие
Теплокровность	Птицы, млекопитающие

Признак	Организмы, имеющие данный признак
Выкармливание детёныша молоком	Все млекопитающие
Наличие плаценты	Плацентарные млекопитающие

В последнее время широко применяют методы определения эволюционного родства организмов путём сравнения их хромосом и белков. Установлено, что родство между видами тем больше, чем больше сходство между белками. Исследования показали, что кодирующие белки последовательности ДНК человека и шимпанзе сходны на 99%.

О родстве человека с животными свидетельствует также наличие у человека атавизмов (наружный хвост, многососковость, обильный волосяной покров на лице и др.) и рудиментов, таких как аппендикс, волосяной покров туловища, копчиковый отдел позвоночника, ушные мышцы и др. (рис. 108).

Отличия человека от животных. Однако между человеком и животными существуют коренные различия (рис. 109). Только для человека характерно настоящее прямохождение. В связи с этим в строении скелета человека произошли характерные изменения: позвоночник приобрел *S*-образную форму, появилась сводчатость стопы, большой палец нижних конечностей приблизился к остальным и принял на себя функцию опоры, тазовые кости стали более широкими, произошло уплощение в передне-заднем направлении грудной клетки.

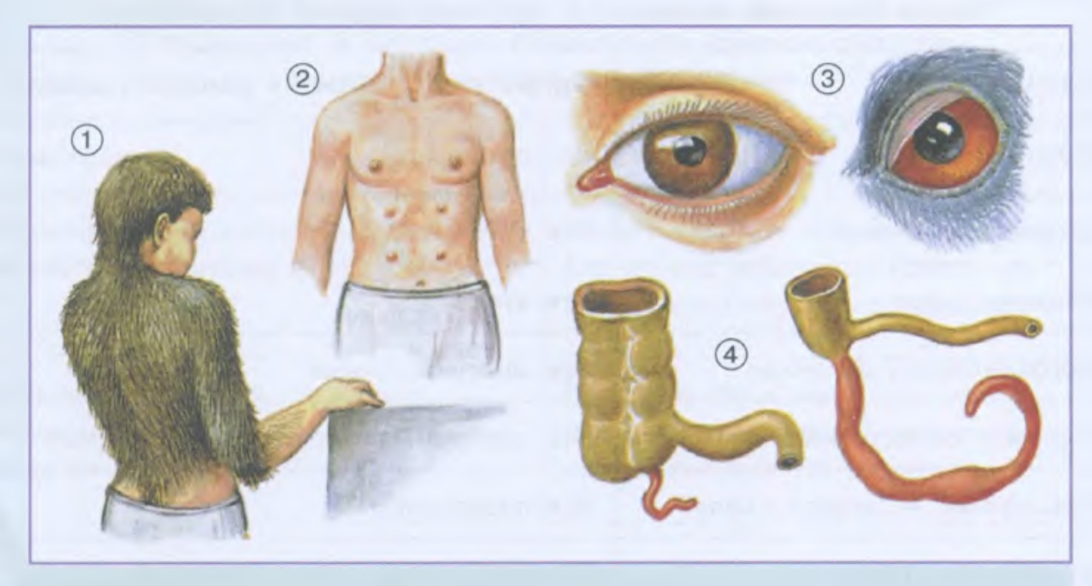


Рис. 108. Атавизмы: *1* — волосатость; *2* — многососковость. Рудименты: *3* — третье веко; *4* — аппендикс

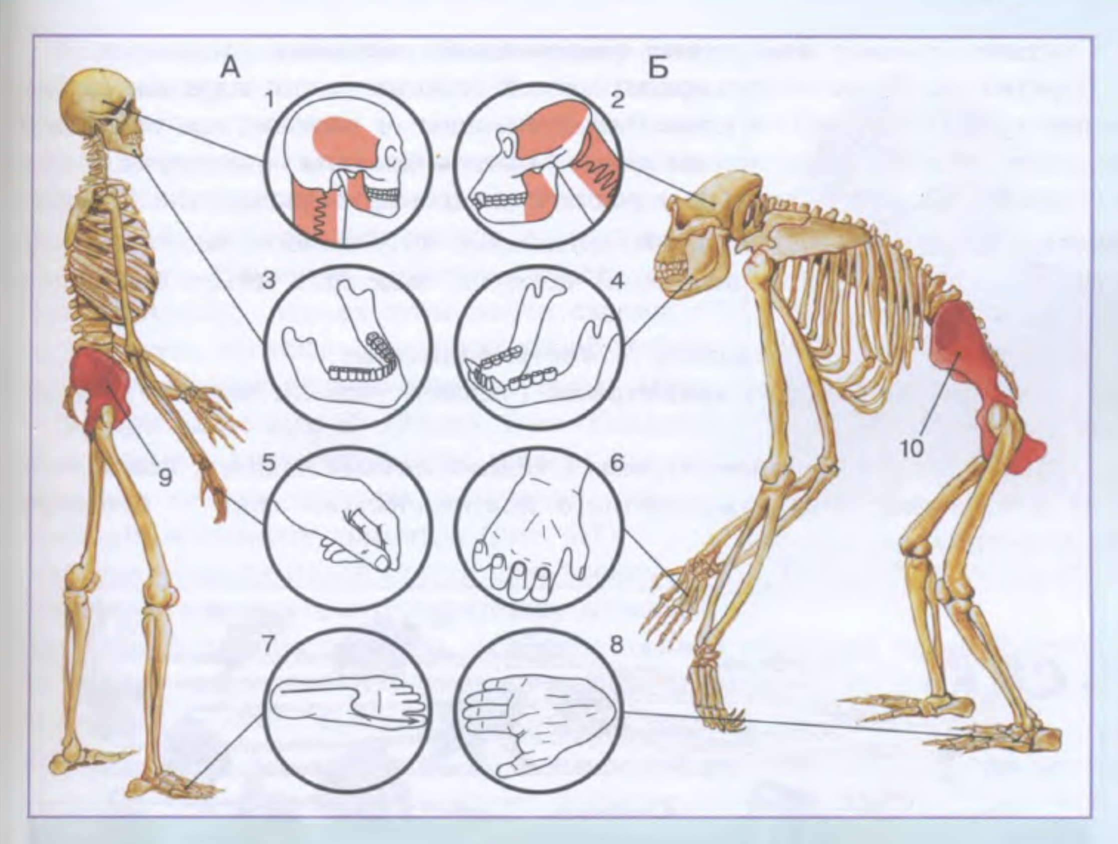


Рис. 109. Черты отличия человека и животных: *1* — доминирование мозгового отдела черепа, уменьшение доли жевательной мускулатуры; *2* — доминирование лицевого отдела черепа и жевательной мускулатуры; *3* — лёгкая нижняя челюсть с маленькими клыками и резцами; *4* — массивная нижняя челюсть с огромными клыками и резцами; *5* — противопоставление большого пальца; *6* — большой палец не противопоставлен остальным; *7* — стопа сводчатая; *8* — отсутствие свода у стопы; *9* — подвздошные кости таза повёрнуты внутрь; *10* — подвздошные кости таза развёрнуты в стороны

Освободившиеся в результате перехода к прямохождению верхние конечности с гибкими кистями и противопоставленным большим пальцем превратились в руки, способные держать и изготавливать орудия труда. В черепе человека мозговой отдел преобладает над лицевым. Средняя масса мозга человека составляет 1350—1500 г, тогда как таковая мозга шимпанзе — 345 г, а мозга гориллы — 420 г.

Человек обладает сознанием и абстрактным мышлением, способен общаться с помощью речи (вторая сигнальная система) и абстрактных символов (письмо), а также передавать и воспринимать информацию. Благодаря этому люди передают следующему поколению опыт, накопленный всем человечеством, а животные могут передать своим потомкам только свой собственный опыт. Человек создал искусство и науку. В итоге эволюция человека вышла из-под исключительного контроля биологических факторов и приобрела социальный характер.

Систематическое положение современного человека следующее:

Царство животные → подцарство многоклеточные → тип хордовые → подтип позвоночные (черепные) → класс млекопитающие → подкласс настоящие млекопитающие → инфракласс плацентарные → отряд приматы → подотряд сухоносые → семейство люди (гоминиды) → род человек (гомо) → вид разумный (сапиенс).

Основные стадии антропогенеза. Отечественные антропологи, внёсшие большой вклад в разработку теории эволюции человека, выделяют четыре стадии антропогенеза (рис. 110):

1) предшественники человека — **австралопитеки**;

2) древнейшие люди — **архантропы** (человек умелый, человек прямоходящий и др.);

3) древние люди — **палеоантропы** (гейдельбергский человек, неандерталец);

4) ископаемые люди современного анатомического типа — **неоантропы** (кроманьонцы).

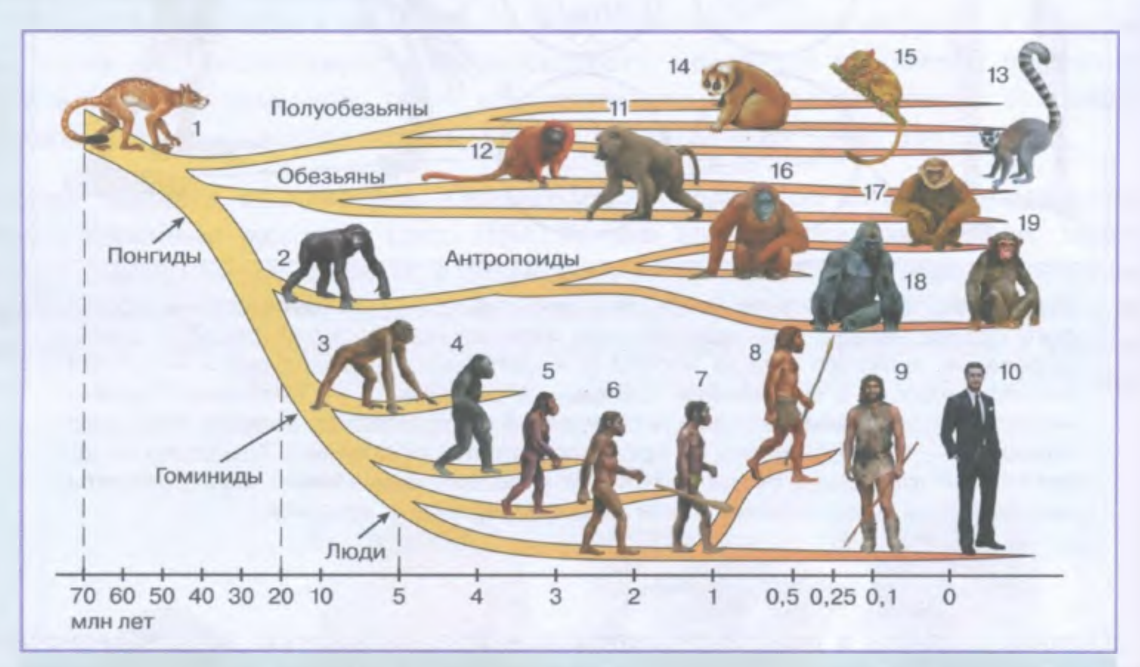


Рис. 110. Схема эволюции человека: *1* — плезиадапис; *2* — дриопитек африканский; *3* — сивапитек (прежде называемый *рамапитеком*): *4* — австралопитек африканский; *5* — австралопитек бойсей; *6* — *Homo habilis* (архантроп); *7* — *Homo erectus* (архантроп); *8* — неандерталец (палеоантроп); *9* — кроманьонец (неоантроп); *10* — современный человек, *Homo sapiens sapiens* (неоантроп); *11* — павиан бабуин (узконосая обезьяна); *12* — золотистый львиный тамарин (широконосая обезьяна); *13* — кольцехвостый лемур; *14* — толстый лори; *15* — долгопят; *16* — орангутан; *17* — белорукий гиббон; *18* — горилла; *19* — обыкновенный шимпанзе (*2*, *13* и *14* являются представителями подотряда *мокроносых* обезьян, все остальные — представителями подотряда *сухоносых* обезьян).

Предшественники человека. Самый первый представитель семейства гоминид, *проконсул*, жил 17—21 млн лет назад. Чуть позже (9—1 млн лет назад) появились *дриопитеки* — общие предки шимпанзе, горилл и людей. Они обитали на деревьях и питались, скорее всего, растительной пищей.

Потомками дриопитеков были ***австралопитеки***, которые сочетали в себе признаки, характерные для обезьян и человека. Наиболее древние находки австралопитековых (их иногда называют «предавстралопитеки»), найденные в Восточной Африке, датируются возрастом в 6–8 млн лет. Изучение остатков скелета этих существ показало, что их зубы почти сходны с человеческими, но объём черепной коробки был близок к таковому черепа обезьян: всего 350—420 см^3 (при массе тела 35—55 кг). Они обладали способностью к прямохождению, хотя их задние конечности ещё не утратили адаптаций, характерных для древесных приматов (рис. 111).



Рис. 111. Австралопитек

От этих существ позже произошло несколько видов более поздних австралопитеков, отличавшихся размерами, массой тела, особенностями в строении черепа. Большинство из них оказались тупиковыми ветвями, но одному из них было суждено стать предком самого необычного живого существа на планете.

Древнейшие люди, или архантропы (2,6 млн — 600 тыс. лет назад). Первыми представителями рода *Homo*, по мнению большинства специалистов, был ***человек умелый*** (*H. habilis*), представлявший собой прогрессивный вариант австралопитека. Это название связано с тем, что данные существа умели изготавливать из гальки примитивные режущие и рубящие орудия (рис. 112).



Рис. 112. Человек умелый

В морфологическом плане *Homo habilis* не сильно отличался от австралопитеков, хотя объём его мозга составлял уже 600—800 см³. Однако способность изготовления орудий труда (хотя ещё очень примитивных) позволила ему преодолеть грань, отделявшую ископаемых человекообразных обезьян от древнейших людей.

К настоящему времени известно несколько более поздних ископаемых форм архантропов: ***питекантроп*** (его останки были обнаружены на острове Ява), ***синантроп*** (его останки были обнаружены в пещере близ Пекина). Позже скелеты ископаемых людей, сходных с питекантропами и синантропами, были найдены на территории Алжира (***атлантроп***) и многих других стран. Учёные считают, что все они относились к одному виду *H. erectus* (***человек прямоходящий***).



Рис. 113. Человек прямоходящий

Рост этих гоминид достигал 160 см и более. Средний объём их мозга составлял 800—1200 см³. Это, а также то, что строение гена *FOXP 2*, обеспечивающего развитие языковых навыков, было у этих людей точно такое же, как и у современного человека, позволяет предположить, что они уже обладали примитивной речью. Человек прямоходящий изготавливал уже куда более совершенные каменные орудия труда, а также умел поддерживать огонь (рис. 113).

Древние люди, или палеоантропы (600 тыс. — 35 тыс. лет назад), включали в себя виды, представляющие собой крайне разнообразную как в морфологическом, так и хронологическом отношении группу ископаемых гоминид. Они заселяли обширные территории Европы, Азии и Африки. Первая находка скелетных останков палеоантропов была сделана в Неандерской долине возле реки Дюссель, притока Рейна, в Германии в 1856 г., откуда и пошло их современное название — ***неандертальцы*** (по-немецки *таль* — долина). Позже был обнаружен другой, более архаичный вид палеоантропов — ***гейдельбергский человек*** (*Homo heidelbergensis*)



Рис. 114. Неандерталец

Объём черепной коробки неандертальцев (*Homo neanderthalensis*) составлял около 1400 см³. Эти люди изготавливали разнообразные каменные орудия (рубила, скребки, остроконечники и др.), вполне нормально общались друг с другом при помощи членораздельной речи, строили жилища из костей животных, шили одежду из шкур и даже хоронили усопших на ложах из цветов (рис. 114).

Неандертальцы обитали на большей части территории Евразии, кроме юго-востока континента, где жил похожий на них ***денисовский человек***, о котором пока мало что известно. Однако антропологи знают, что этот палеоантроп применял для обработки камня совершенно нетипичные для каменного века технологии, такие, как станковое сверление, внутренняя расточка, шлифование и полировка.

Неандерталец и денисовский человек многие тысячи лет сосуществовали вместе с людьми современного типа. Недавно генетики установили, что при этом происходило скрещивание между ними и неоантропами. Так, неандертальские гены были найдены в геномах современных жителей Европы и Пакистана, а денисовские — у обитателей Южно-тихоокеанского региона.

Люди современного анатомического типа, или неоантропы (160—154 тыс. лет назад — настоящее время), — современные люди, принадлежащие к виду *Homo sapiens*. Впервые костные останки неоантропов были найдены в гроте Кроманьон во Франции в 1868 г., откуда и пошло их другое название ***кроманьонцы***.

В целом кроманьонцы уже не имели существенных отличий от современных людей. Их рост доходил до 180 см, объём мозга варьировал в пределах от 1400 до 1900 см^3. Мозговой отдел их черепа преобладал над лицевым, сплошной надглазничный валик отсутствовал, имелся развитый подбородочный выступ (рис. 115).



Рис. 115. Неандерталец и кроманьонец. *1* — неандерталец; *2* — кроманьонец

в Африке примерно 160 тыс. лет назад. Сначала они были весьма многочисленны, однако 74 тыс. лет назад их количество вдруг резко сократилось (эффект бутылочного горла, см. § 12) до 2000 человек. Видимо, это случилось в результате какой-то катастрофы. Однако потом человеческая популяция восстановила свою численность, и 60 тыс. лет тому назад *Homo sapiens* впервые вышел за пределы Африки (до него это делал только *H. erectus*). Через некоторое время люди заселили уже все континенты Земли, однако на этом биологическая история (но не эволюция) человечества закончилась и началась социальная.

Движущие силы антропогенеза. Историческое развитие человека осуществлялось под влиянием тех же факторов биологической эволюции, что и для остальных видов живых организмов: мутаций, популяционных волн, дрейфа генов, изоляции и естественного отбора.

Однако для антропогенеза характерно такое уникальное для живой природы явление, как всё большее усиление влияния на эволюцию **социальных факторов (трудовая деятельность, общественный образ жизни, речь и мышление)**.

В результате социального развития человек разумный приобрёл решающие преимущества среди всех живых существ. Но это не означает, что возникновение социальной сферы отменило действие биологических факторов, она лишь изменила их проявление. Как биологический вид *Homo sapiens* является составной частью биосферы и продуктом её эволюции. Закономерности биологических процессов, происходящих на клеточном уровне и имеющих универсальное значение в природе, также характерны и для человека.

Но человек, используя достижения науки и техники, в значительной мере освободился от давления лимитирующих факторов окружающей среды. Преобразуя естественную среду, человечество создало условия для роста своей популяции.

Формирование рас. Вы уже знаете, что любой вид, имеющий протяжённый ареал и населяющий разнообразные территории, обладает географической изменчивостью. Эта закономерность хорошо прослеживается и у человека.

Человеческие расы — это исторически сложившиеся группировки (группы популяций) людей внутри вида *Homo sapiens*, характеризующиеся сходством морфологических и физиологических свойств.

Существуют различные классификации человеческих рас. В практическом плане популярна классификация, по которой выделяют три большие расы: **европеоидная**, **монголоидная** и **негроидная**, а также две малые — **австралоидная** и **американоидная** (рис. 116). В их пределах учёные выделяют около 30 малых рас.

Европеоидная раса. Для людей этой расы (см. рис. 116) характерны светлая кожа, прямые или волнистые светло-русые или тёмно-русые волосы, серые,

серо-зелёные, каре-зёленые и голубые широко открытые глаза, умеренно развитый подбородок, неширокий выступающий нос, нетолстые губы, хорошо развитый волосяной покров на лице у мужчин.

Монголоидная раса. Монголоиды (см. рис. 116) обладают более тёмной, нежели европеоиды, кожей (из-за чего представители этой расы кажутся загорелыми). Для них характерны тёмные прямые волосы, широкое уплощённое скуластое лицо, обволошённость которого меняется в широких пределах, с узким и маленьким, из-за низкого переносья, носом. У представителей этой расы хорошо развит эпикантус — особая складка возле внутреннего угла глаза, в большей или меньшей степени прикрывающая слёзный бугорок, продолжение складки верхнего века. Из-за него глаза монголоидов (и американоидов) выглядят уже, чем у негроидов, европеоидов и австралоидов. Но эпикантус может быть хорошо развит и у представителей других рас, просто у монголоидов он выражен в 80% случаев, а у других — от 5 до 30%.



Рис. 116. Представители различных рас: *1* — европеоид, *2* — монголоид, *3* — американоид, *4* — негроид, *5* — австралоид

Долгое время к монголоидам относили всех коренных жителей Америки (индейцев), однако последние генетические исследования показали, что их ДНК сильно отличается от таковой классических монголоидов — жителей Центральной, Восточной и Юго-Восточной Азии. Поэтому сейчас их выделяют в отдельную малую расу **американоидов** (см. рис. 116).

Негроидная раса. Все без исключения негроиды (рис. 116) темнокожи, для них характерны курчавые тёмные волосы, широкий и плоский нос, карие или чёрные глаза, редкая растительность на лице и теле. Классические негроиды живут в экваториальной Африке, но схожий тип людей встречается сейчас по всему земному шару — например, многие жители Северной и Южной Америк также относятся к этому расовому типу.

Австралоиды (коренные жители Австралии) почти так же темнокожи, как и негроиды, но для них характерны тёмные волнистые волосы, крупная голова и массивное лицо с очень широким и плоским носом, выступающим подбородком, а также значительный волосяной покров на лице и теле (см. рис. 116). Раньше их относили к негроидной расе, однако недавние исследования ДНК показали, что австралоиды и негроиды являются друг другу очень дальними родственниками, их сходство конвергентно. Генетически (прежде всего по гаплогруппам *Y*-ДНК и митохондриальной ДНК) австралоиды отдалены от негроидов более, чем от других рас, а в самом близком родстве они состоят с монголоидами. Всё это дало основания выделить австралоидов в отдельную малую расу.

Для описания расы выделяют признаки, наиболее характерные для большинства входящих в неё индивидуумов. Но поскольку в пределах каждой расы имеются громадные вариации наследственных характеристик, то практически невозможно найти индивидуумов со всеми признаками, присущими расе в целом.

Различия между расами касаются второстепенных признаков, поскольку основные характеристики, свойственные человеку как виду в целом, были приобретены им задолго до расхождения рас. Об этом свидетельствует отсутствие генетической изоляции между расами, так как в результате браков между представителями разных рас рождается плодовитое потомство. Представители различных рас не отличаются по уровню своего умственного развития.

Современные данные о строении ДНК людей каждой расы свидетельствуют о единстве человека как вида. Эти исследования определили, что расхождение в геномах произошло во временном интервале от 40 тыс. до 12 тыс. лет назад, т. е. в рамках существования современного вида *Homo sapiens*.

Критика расизма. Расизм зародился ещё в каменном веке, однако основные расистские теории, которые положили начало расизму в современном понимании, были сформулированы в XIX столетии. В этих теориях обосновывались преимущества одних рас над другими, выделялись «высшие» и «низшие» расы.

Сначала белые расисты говорили о биологической неполноценности негров: например, в США вплоть до середины XX в. пропагандировалось превосходство белых над чёрными и недопустимость межрасовых браков. А со второй

половины прошлого столетия в Америке и некоторых странах Африки стал весьма популярен «негритюд» — философское учение, основанное на утверждении превосходства негроидов над всеми остальными расами. Стоит ли говорить о том, что этот «чёрный» расизм является таким же антинаучным, как и предшествовавший ему «белый».

В фашистской Германии «белый» расизм был возведён в ранг государственной политики и служил оправданием уничтожения «неполноценных» народов на оккупированных территориях. А частью государственной идеологии её союзницы по гитлеровской коалиции Японии был «жёлтый расизм», приверженцы которого утверждали, что единственной полноценной расой являются монголоиды. Это совершенно антинаучное положение они использовали для оправдания варварского отношения к представителям других рас.

В научном плане расизм не выдерживает критики. Он никак не связан с наукой и призван оправдать чисто политические и идеологические догмы. Любой человек независимо от расовой принадлежности является продуктом собственной генетической наследственности и социальной среды. Расовые различия не основываются на биологических закономерностях, а являются результатом исторического и общественно-экономического развития.

В настоящее время общественно-экономические отношения могут оказать влияние на будущее рас. Предполагают, что в результате подвижности популяций человека и межрасовых браков в будущем может сформироваться единая человеческая популяция, соединяющая в себе черты всех современных рас (рис. 117).



Рис. 117. Дети представителей различных рас: *1* — северный европеоид; *2* — центральноафриканский негроид; *3* — южный европеоид; *4* — дальневосточный монголоид

АНТРОПОГЕНЕЗ • ЧЕЛОВЕК РАЗУМНЫЙ (*HOMO SAPIENS*) • АВСТРАЛОПИТЕКОВЫЕ • ЛЮДИ: АРХАНТРОПЫ, ПАЛЕОАНТРОПЫ, НЕОАНТРОПЫ • СОЦИАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ АНТРОПОГЕНЕЗА: ТРУДОВАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ, ОБЩЕСТВЕННЫЙ ОБРАЗ ЖИЗНИ, РЕЧЬ, МЫШЛЕНИЕ • РАСЫ: ЕВРОПЕОИДНАЯ, МОНГОЛОИДНАЯ, АМЕРИКАНОИДНАЯ, НЕГРОИДНАЯ, АВСТРАЛОИДНАЯ • РАСИЗМ

ПОДУМАЙТЕ

1. Почему на начальных этапах антропогенеза происходили быстрые изменения в морфолого-анатомическом строении человека, а за последние 40 тыс. лет оно практически не изменилось?
2. Можно ли считать, что эволюция человека прекратилась?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. Какая концепция лежит в основе современных научных представлений о происхождении человека?
2. Какие научные данные указывают на связь человека с животными?
3. Каково систематическое положение современного человека?
4. Какие факторы антропогенеза вам известны?
5. Что такое человеческие расы?
6. Чем можно объяснить формирование физических признаков, характеризующих различные расы?
7. Почему можно утверждать, что с биологической точки зрения все расы равноценны?



Совершенствуемся

Проанализируйте таблицу «Черты сходства человека с другими видами организмов». К каким выводам вы пришли на основе анализа?

Обсуждаем

Процесс возникновения и становления человеческих рас называется *расогенезом.* Существуют различные гипотезы, объясняющие происхождение рас. Одни учёные (полицентристы) считают, что расы возникли независимо друг от друга от разных предков и в разных местах. Другие (моноцентристы) признают общность происхождения, социально-психического развития, а также одинаковый уровень физического и умственного развития всех рас, возникших от одного предка. В пользу гипотезы моноцентризма свидетельствуют данные молекулярной биологии.

Результаты, полученные при использовании метода гибридизации ДНК представителей различных человеческих рас, позволяют утверждать, что первое разделение единой африканской ветви на австралоидную и негроидно-европеоидно-монголоидную произошло примерно 40 тыс. лет назад. Вторым было разделение на негроидную и европеоидно-монголоидную ветви, далее европеоидно-монголоидная ветвь распалась на западную (европеоиды) и восточную (монголоиды). И наконец, 12 тыс. лет назад от монголоидной ветви отделилась американоидная.

Факторами расогенеза являются естественный отбор, мутационная изменчивость, дрейф генов, изоляция, смешение популяций и др. Наибольшее значение, особенно на ранних стадиях формирования рас, играл естественный отбор. Он способствовал сохранению и распространению в популяциях адаптивных признаков, повышавших жизнеспособность особей в определённых условиях.

1. Какая из гипотез (полицентризма или моноцентризма), с вашей точки зрения, является более обоснованной и доказательной? Приведите свои доводы.
2. Выскажите своё мнение о проблеме межрасовых отношений и межрасовых браков в современном обществе.

Это интересно



Учёные ещё не пришли к общему мнению о месте и роли неандертальцев в антропогенезе. На этот счёт существует три гипотезы:

1) неандертальцы — прямые предки человека современного типа;
2) неандертальцы внесли некоторый генетический вклад в генофонд человека современного типа;
3) неандертальцы являются боковой, тупиковой ветвью эволюции гоминид.

Анализ палеонтологических материалов показал, что можно выделить три типа ископаемых людей, живших одновременно: неандертальцев, людей современного типа и промежуточные формы. Это даёт основание предположить, что неандертальцы и кроманьонцы долгое время сосуществовали рядом и между ними были нередки случаи смешения (метисации).

После длительного сосуществования двух подвидов гоминид, примерно 40 тыс. лет назад, произошёл демографический взрыв в популяциях человека современного типа, который сопровождался увеличением плотности населения и прогрессивными изменениями в области материальной культуры. Прежде считалось, что в тяжёлых условиях ледникового периода неандертальцы, очевидно, не выдержали конкурентной борьбы с кроманьонцами, были ими вытеснены и, возможно, частично истреблены.

Однако обнаруженные позже факты не подтвердили эту гипотезу. Во-первых, до сих пор нет никаких доказательств того, что борьба между неандертальцами и кроманьонцами вообще была. Во-вторых, в Европе и Передней Азии неандертальцы вымерли ещё до пика Валдайского оледенения, который был 20 тыс. лет тому назад. Они исчезли 43 тыс. лет тому назад, когда влияние ледника ещё не было ощутимым, а кроманьонская миграция в эти места ещё не началась. Поэтому вопрос о том, почему это случилось, до сих пор остаётся открытым.

Основные этапы эволюции *Homo sapiens*. За последние 30 тыс. лет человек менялся очень быстро: у представителей вида *Homo sapiens* появились голубые глаза, прямые чёрные волосы, способность усваивать молочный сахар (лактозу) на протяжении всей жизни (этого не могут лишь представители некоторых популяций Восточной и Юго-Восточной Азии). Все эти признаки люди приобрели совсем недавно. Высокая скорость эволюции человека определяется изменениями в образе жизни человечества, перешедшего от собирательства и охоты к земледелию и скотоводству. Это привело к резкому увеличению численности человечества, а множество мутаций дали простор для естественного отбора, ускорившего нашу эволюцию.

В неолите, преодолевая кризис, человек качественно изменил свою экологическую нишу. Прежде люди были охотниками и собирателями. Однако в связи с усовершенствованием орудий охоты человек весьма быстро, вероятно, всего за два-три тысячелетия, сократил численность популяций многих крупных копытных. Теперь охота не могла уже обеспечить пропитание людей. Человек оказался на грани голодной смерти и был обречён на вымирание. Он мог бы и совсем исчезнуть с лица планеты, как исчезли многие биологические виды, например саблезубые тигры и мамонты.

Однако судьба *Homo sapiens* оказалась иной. От охоты и собирательства древние люди перешли к земледелию, а несколько позже — к скотоводству, т. е. люди преодолели экологический кризис, создав искусственный круговорот веществ в природе.

Роль человека в биосфере

§ 30

Вспомните:

1. Какие глобальные экологические проблемы, стоящие перед человечеством, вам известны?
2. Какие природные ресурсы вы знаете?
3. В чём причина экологического кризиса на нашей планете?

Человек и экологический кризис. Экологические кризисы происходили на нашей планете и до появления человека. Но они решались благодаря процессам саморегуляции в биосфере и приспособлению живых организмов к новым условиям существования. Человек, в отличие от всех других живых организмов, не приспосабливался к окружающей его среде, а стремился сделать её удобной для своей жизни.

Антропогенные кризисы связаны с хозяйственной деятельностью человека, и в этом их главное отличие от природных. Считается, что первый антропогенный экологический кризис произошёл 10 тыс. лет назад в результате интенсивного развития охоты, приведшей к резкому сокращению численности промысловых животных. Выходом из кризиса стал переход к земледелию и скотоводству, т. е. к производящему сельскому хозяйству.

Второй антропогенный экологический кризис произошёл 200—150 лет назад. В ходе промышленной революции человечество начало интенсивно использовать ископаемые источники энергии (уголь, нефть, торф, газ и др.), что привело к временному нарушению сложившихся биогеохимических круговоротов в биосфере.

Третий антропогенный кризис начался в середине XX в. в связи со следующим этапом научно-технической революции. Он продолжается в настоящее время и выражается в том, что в процессе промышленного производства создаётся большое количество веществ, которые невозможно разрушить биологическим путём (например, многие пластмассы). Загрязнение среды приобретает всё большие размеры (рис. 118).

В наши дни третий экологический кризис дополнился четвёртым глобальным термодинамическим (тепловым) кризисом, или экологическим кризисом потребления. Кроме последствий научно-технической революции, он вызван кризисом сознания, выражающимся в доминировании потребительского отношения к природе. Растущее потребление энергии и выделение парниковых

газов вызывает климатические изменения в биосфере, что грозит планете глобальной экологической катастрофой.

Пути выхода из экологического кризиса. В данной ситуации у человечества имеются лишь два возможных пути развития. Первый из них предполагает то, что люди должны предоставить всё естественному ходу событий. Но в этом случае наступающий кризис скорее всего приведёт к вымиранию человека как вида.

Однако есть и второй путь, подразумевающий выработку общей для всего человечества разумной стратегии развития цивилизации. Она должна быть направлена на преобразование биосферы Земли в ноосферу — «сферу разума», по определению Вернадского.

Проблемы устойчивого развития. Все глобальные проблемы современности являются следствием наступившей кризисной ситуации: человеческая цивилизация, развиваясь, изменяет











Рис. 118. Нефтяное загрязнение и меры по ликвидации его последствий: *1* — авария на нефтедобывающей платформе; *2* — последствия разлива нефти: *3* — ликвидация нефтяного пятна при помощи специального судна; *4* — очищение перьев пеликана от нефтяной плёнки; *5* — детоксикация организма баклана после поедания им отравленной нефтепродуктами рыбы

сложившийся в процессе эволюции круговорот вещества и энергии в биосфере. Однако эти изменения представляют угрозу существованию самой биосферы и соответственно человечеству, которое не может существовать вне её. Эта идея осознаётся всё большим количеством людей в разных странах.

На конференции ООН (Рио-де-Жанейро, 1992) представители правительств 180 государств впервые признали, что развитие их стран зависит от глобального состояния окружающей среды. Была определена цель совместных усилий — **устойчивое развитие человечества**. Теория устойчивого развития составила концептуальную основу решений, принятых на конференции. В её документах устойчивое развитие определяется как процесс, позволяющий на долговременной основе обеспечить стабильный экономический рост, не приводящий при этом к деградации окружающей среды.

На пути к устойчивому развитию человечеству необходимо будет решить многие экологические проблемы, такие, как: перенаселение, загрязнение окружающей среды, исчерпание природных ресурсов, опустынивание, засоление и деградация почвенного покрова, сокращение площади лесов и многие другие. Однако все эти проблемы невозможно решить без преодоления потребительского отношения к природе, что достигается только лишь формированием природоохранного мышления и культуры у жителей Земли.

В соответствии с современной Экологической доктриной Российской Федерации экологическое образование, воспитание и просвещение признаны одним из средств реализации государственной экологической политики. В нашей стране в 1996 г. была принята «Концепция перехода Российской Федерации к устойчивому развитию». В ней говорится о том, что «движение человечества к устойчивому развитию, в конечном счёте, приведёт к формированию предсказанной Владимиром Ивановичем Вернадским сферы разума (ноосферы), когда мерилом национального и индивидуального богатства станут духовные ценности и знания человека, живущего в гармонии с окружающей средой». Таким образом, в России идея ноосферы приобрела государственный статус.

Каждый из нас в отдельности, как и всё человечество в целом, должен осознать то, что природные ресурсы нашей планеты весьма ограниченны. Также необходимо чётко уяснить, что никакой вид живых организмов не может жить, пренебрегая законами природы в такой степени, чтобы в погоне за комфортом истощать ресурсы экосистем. Нарушение этих законов неизбежно ведёт к гибели цивилизации. Вот почему экологические знания необходимы каждому члену общества.

УСТОЙЧИВОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА !

ПОДУМАЙТЕ

Что лично вы можете сделать на пути к устойчивому развитию человечества?

Моя лаборатория

Тренируемся

1. С какого момента человек выделился из остальной природы?
2. Чем его жизнь стала отличаться от жизни других живых существ?
3. Чем вызван экологический кризис на нашей планете?
4. Существуют ли пути преодоления экологического кризиса?

Совершенствуемся

Основываясь на знаниях из курса истории, составьте примерную хронологическую таблицу, показывающую формы воздействия человека на окружающую природу в разные периоды развития цивилизации.

Это интересно

Термин *sustainable development*, переведённый с английского как «устойчивое развитие», впервые был применён в 1980 г. в докладе «Всемирная стратегия охраны природы», подготовленном Международным союзом охраны природы и природных ресурсов.

Следует отметить, что более правильный смысл этого термина передаётся переводом «сбалансированное развитие».

Люди, не поджигайте планету! В последние годы на планете растёт количество природных пожаров. Так, если в 1999 г. (с которого и ведётся общий планетарный мониторинг природных пожаров) на Земле было зарегистрировано примерно 5 тысяч природных пожаров, то после 2010 г. их количество перевалило за 20 тысяч в год (увеличение почти на 80% за 10 лет). Горят леса, торфяные болота, степи, саванны, горные луга и прибрежные заросли тростника, горят ямальская тундра, прибайкальская тайга, бразильская сельва и австралийский буш. Каждый год огненная стихия уничтожает сотни тысяч особей растений, животных, грибов и других живых существ, а выбрасываемый в атмосферу дым служит причиной болезней и гибели тех, кого пожары непосредственно не затронули — так, например, летом 2016 года жители Европейской России вдыхали дым от пожаров, бушевавших в Западной Сибири.

Что же является причиной этих пожаров? По данным международной независимой природоохранной организации Greenpeace (Гринпис), 99% пожаров

возникают по вине человека. Это могут быть как случайные (непотушенный костёр, вышедшее из-под контроля выжигание леса под пашню), так и целенаправленные поджоги, такие, как весеннее выжигание сухой травы. Последние весьма опасны для экосистем нашей страны — мало того что в пламени гибнут зацветающие растения, только проснувшиеся лягушки, ящерицы и насекомые, а также сидящие на гнёздах птицы, огонь, достигая торфяных болот, вызывает возгорание торфа, который медленно тлеет до первых морозов, отравляя все окрестности ядовитым дымом. А если лето будет засушливое, то такие торфяные пожары также могут стать источниками вторичных возгораний.

Но самое страшное в этом то, что пожары, выбрасывая в атмосферу большое количество тепла и парниковых газов, могут способствовать локальному изменению климата — в местах возгорания он становится более жарким и засушливым. А это запускает процесс регуляции по принципу положительной обратной связи: засушливость климата приводит к распространению площади пожаров (потому что дождей, которые могли бы их потушить, не выпадает), а это, в свою очередь, делает климат ещё более жарким и засушливым, и т. п. Этот процесс потихоньку «набирает обороты», и если не остановить его прямо сейчас, то не исключено, что уже в XXI в. большая часть Земли станет подобна пустыне Сахара.

Для того чтобы не допустить этого, каждому жителю нашей планеты следует соблюдать все меры противопожарной безопасности во время прогулок по лесу, сплаву на байдарках по рекам и т. п. Нельзя поджигать сухую траву, разводить костры в неположенных местах, оставлять их незатушенными, а в случае обнаружения пожара нужно сразу же сообщить о нём местной пожарной службе (телефон которой есть в любом муниципальном справочнике). Только так мы все вместе можем спасти свою планету от глобальной катастрофы.

Проводим исследование



Подготовьтесь к защите **учебно-исследовательского проекта** «Оценка антропогенных изменений в природе».

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ ГЛАВЫ 4

Биосфера — это не только сфера распространения жизни, но и результат деятельности живых организмов. С возникновением жизни вначале медленно и слабо, затем всё быстрее и значительнее стало проявляться влияние живой материи на геологические процессы Земли.

Вопрос о возникновении и развитии жизни на нашей планете интересовал человека с самых древних времён. В настоящее время большинство учёных поддерживают идею абиогенного зарождения жизни в процессе биохимической эволюции.

Жизнь, прежде чем она достигла современного многообразия, прошла длительный путь, в котором различают три этапа: химической, предбиологической и биологической эволюции.

Земля как планета существует около 4,6 млрд лет. Её история разделяется на длительные промежутки времени — эоны (катархейский, архейский, протерозойский, фанерозойский). Последний эон включается в себя палеозойскую, мезозойскую и кайнозойскую эры. Эры подразделяются на периоды, периоды — на эпохи.

Биологическая эволюция продолжается на Земле уже около 4 млрд лет. За это время появилось бесчисленное множество форм живых организмов — от прокариотов до человека.



Эволюция биосферы шла по пути усложнения структуры биологических сообществ, умножения числа видов и совершенствования их приспособленности к среде обитания. Человек, в отличие от всех других живых организмов, не только приспосабливался к окружающей его среде, но и приспосабливал её к своим потребностям. Человечество стало создавать искусственную среду своего обитания. С этих пор биосфера вступила в новую фазу, где человеческий фактор стал мощной движущей силой, которая оказывает на неё всё большее влияние.

Приложение

ЛАБОРАТОРНЫЙ ПРАКТИКУМ

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 1 «Выявление приспособлений организмов к влиянию различных экологических факторов»

Цель работы: выявить, влияют ли экологические факторы на приспособления организмов к определённым условиям обитания.

Материал и оборудование: тушки и чучела животных, таблицы с их изображениями; комнатные растения.

Ход работы:

1. Рассмотрите трёх представителей животного мира: млекопитающее, птицу, рыбу. Отметьте:

а) особенности внешнего строения предлагаемых животных, связанных со средой обитания;

б) особенности внутреннего строения этих животных, которые можно рассматривать как приспособления к определённой среде обитания.

2. Рассмотрите трёх представителей растительного мира: ксерофита суккулента (кактус, алоэ), гидатофита (элодея), гигрофита, живущего при повышенной влажности почвы и воздуха (папоротник). Отметьте:

а) особенности внешнего строения, характерные для этих растений;

б) особенности внутреннего строения предлагаемых растений, связанные с условиями обитания.

3. По результатам работы сделайте выводы.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 2 «Сравнение анатомического строения растений разных мест обитания»

Цель работы: выявить особенности анатомического строения растений в связи с приспособлением к различным абиотическим факторам.

Материал и оборудование: комнатные растения из разных мест обитания (молочай, алоэ, гибискус, бегония, сенполия, папоротник, элодея, валлисверия и др.); лезвия безопасной бритвы; пинцеты; препаровальные иглы; микроскопы; предметные и покровные стёкла.

Ход работы:

1. Приготовьте микропрепараты кожицы и поперечных срезов листьев разных растений. Кожицу листьев снимают путём надрыва листа. Для лучшего приготовления поперечного среза объект рекомендуется поместить в расщеп кубика картофеля или пенопласта и сделать лезвием срез такого кубика вместе с объектом. Срез, сделанный косым скользящим движением, должен быть как можно более тонким и прозрачным.
2. Полученный срез надо перенести на кончике препаровальной иглы в каплю воды на предметном стекле. Накройте объект покровным стеклом и изучите под микроскопом.
   Для изучения анатомического строения можно использовать готовые микропрепараты.
3. Изучите приготовленные микропрепараты, обращая внимание на признаки, указанные в таблице. Результаты исследования занесите в таблицу 1.

Таблица 1.

Особенности анатомического строения растений в связи с приспособлением к различным абиотическим факторам

Названия растений	Анатомическая характеристика растений				
	Толщина стенок эпидермиса	Наличие кутикулы и волосков на поверхности листа	Развитие механической ткани	Особенности строения и расположения клеток основной ткани	Наличие и расположение устьиц
1.					
2.					
3.					
4.					

4. На основе анализа изученных признаков, пользуясь данными, приведёнными в таблицах 2 и 3, укажите принадлежность растений к определённой группе по отношению к условиям увлажнения и световому режиму.

Таблица 2.

Приспособительные признаки растений по отношению к водному режиму

Гидатофиты	Нет устьиц, нет кутикулы, клетки основной ткани не дифференцированы
Гидрофиты	Есть эпидермис с устьицами, мякоть листа дифференцирована на столбчатую и губчатую ткани
Гигрофиты	Кутикула выражена плохо, могут быть гидатоды для выделения капель жидкой воды

Продолжение

Мезофиты	Есть устьица, кутикула тонкая, мякоть листа дифференцирована на столбчатую и губчатую ткани. Проводящие и механические ткани развиты хорошо
Суккуленты	Хорошо развита водозапасающая ткань, толстая кутикула, восковой налёт или густое опушение, устьица погружённые
Склерофиты	Листья нередко покрыты волосками или восковым налётом. Хорошо развиты механические ткани

Примечание к табл. 2. Экологические группы по отношению к водному режиму:

1. гидатофиты (растения, целиком или почти целиком погружённые в воду);
2. гидрофиты (наземно-водные растения, частично погружённые в воду);
3. гигрофиты (наземные растения, живущие в условиях повышенной влажности воздуха);
4. мезофиты (растения могут переносить непродолжительную и не очень сильную засуху);
5. ксерофиты (растения мест с недостаточным увлажнением, среди которых суккуленты обладают развитой водозапасающей паренхимой, а склерофиты имеют хорошо выраженную механическую ткань, из-за чего кажутся сухими).

Таблица 3.

Приспособительные признаки растений по отношению к свету

Светолюбивые растения	Теневыносливые растения	Тенелюбивые растения
Толстая кутикула, нередко с восковым налётом или опушением, большое число устьиц, клетки эпидермиса мелкие, хорошо развитая механическая ткань, столбчатая ткань — двух-трёхслойная, хлоропласты мелкие, в клетках их много	В зависимости от степени теневыносливости и места произрастания имеют адаптации, сближающие их то со светолюбивыми, то с теневыносливыми растениями	Тонкая кутикула, без воскового налёта, густого опушения, число устьиц небольшое, клетки эпидермиса крупные, механической ткани немного, столбчатая ткань однослойная, хлоропласты крупные, в клетках их не много

Примечание к табл. 3. Экологические группы растений по отношению к условиям освещённости:

1. светолюбивые растения (растения открытых, постоянно освещённых мест);

2. теневыносливые (могут переносить затенение);
3. тенелюбивые (растения нижних ярусов тенистых лесов, плохо переносят сильное освещение).

5. По результатам работы сделайте выводы.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 3 «Методы измерения факторов среды обитания» (учебно-исследовательский проект)

Экологи используют различные методы и средства измерения факторов среды обитания. Обычно их подразделяют на контактные, дистанционные и биологические методы.

Контактные методы позволяют добиться высокой точности измерений и строгого контроля в ограниченных объёмах. Контактные методы не всегда можно применить из-за недоступности многих точек наблюдения.

Применение **биологических методов** для оценки среды подразумевает выделение видов животных или растений, чутко реагирующих на тот или иной тип воздействия. Методом **биоиндикации** с использованием подходящих индикаторных организмов в определённых условиях может осуществляться качественная и количественная оценка (без определения степени загрязнения) эффекта антропогенного и естественного влияния на окружающую среду.

Биологические методы помогают диагностировать негативные изменения в природной среде при низких концентрациях загрязняющих веществ. Особую значимость имеет то обстоятельство, что биоиндикаторы отражают степень опасности соответствующего состояния окружающей среды для всех живых организмов, в том числе и для человека.

Методические рекомендации

Учитывая, что методов измерения факторов среды обитания достаточно много и многие из них требуют сложного оборудования, целесообразно провести изучение состояния окружающей среды в микрорайоне школы, используя наиболее простые и доступные методы.

С целью экономии времени класс можно разбить на группы. Каждая группа выполняет часть лабораторной работы. Затем полученные результаты обобщаются, анализируются, и в ходе их обсуждения делаются выводы.

Часть I. Анализ качества воды

Качество воды характеризуют её прозрачность, мутность, цвет, запах, вкус, реакция среды, содержание растворённых солей, степень загрязнения химического, бактериологического и др. Желательно провести анализ воды, взятой из разных источников. Учащихся можно разделить на группы, каждая из которых будет проводить анализ воды, взятой из определённого источника (водоём, река, ручей, вода из-под крана и т. д.).

Цель работы: дать характеристику качества воды, взятой из разных источников.

Материал и оборудование: пробы воды; стеклянные сосуды; предметное стекло; дистиллированная вода.

Ход работы:

1. Запишите, из какого источника взята проба воды.
2. Налейте в химический стакан эту воду и рассмотрите её на свет. Определите её прозрачность. Вода может быть: прозрачная, слабо мутная, сильно мутная.
3. Определите цвет воды. Для этого опустите в стакан с водой белую пластинку или лист белой бумаги. Цвет воды может быть: бурый, светло-коричневый, жёлтый, светло-жёлтый, зеленоватый, бесцветный.
4. Определите запах воды и его интенсивность. Естественный запах может быть болотным, глинистым, древесным, плесневым, травянистым, сероводородным. В случае попадания в воду инородных веществ она может пахнуть бензином, мазутом, хлором, навозом и т. п.
   По интенсивности запах может быть: слабый (он обнаруживается, если обратить на него внимание); заметный (легко обнаруживается), отчётливый (обращает на себя внимание), сильный (делает воду негодной для питья).
   Питьевая вода не должна иметь запаха.
5. Определите вкус воды. Вкус воды определяется только для питьевой воды. Вода может быть: солёная, горькая, кислая, с хлорным, металлическим или иным привкусом, безвкусная или с приятным для питья вкусом.
6. Определите, образуется ли осадок после суточного отстаивания воды в трёхлитровом сосуде.
   Если осадок образуется, он может быть: хлопьевидным слизистым, хлопьевидным желтовато-коричневым, плотным белым (желтоватым), плотным бурым (коричневым), сероватым, в виде песка, глины или растительных остатков.
7. Определите реакцию водной среды с помощью универсального индикатора. Запишите pH исследуемой воды и по его значению определите реакцию среды.
8. Определите наличие растворённых солей.
   Для проведения исследования подготовьте два чистых и обезжиренных предметных стекла. На одно нанесите несколько капель исследуемой воды, на другое — дистиллированной. Дистиллированная вода не содержит растворённых солей.
   Выпарите воду со стёкол и сравните их. Белый налёт указывает на наличие солей. Чем он больше, тем больше солей было растворено в воде.
9. Исследуйте разные пробы воды, а полученные результаты занесите в таблицу.

Характеристика воды	**Пробы воды**		
	1	**2**	**3**
1. Из какого источника взята проба			
2. Прозрачность			
3. Цвет			

Продолжение

Характеристика воды	**Пробы воды**		
	1	**2**	**3**
4. Запах и его интенсивность			
5. Вкус			
6. Осадок			
7. Реакция среды (pH)			
8. Наличие солей			

10. Сделайте вывод по результатам работы.

Часть II. Анализ дождевой или снеговой воды

Загрязнителями атмосферы могут быть вещества в твёрдом, жидком и газообразном состоянии. Так как аэрозоли и газообразные примеси улавливаются атмосферной влагой, то атмосферные осадки могут быть использованы для изучения степени загрязнения атмосферы.

Анализ дождевой воды даёт возможность судить о степени загрязнения атмосферы в данный момент времени. Снег является накопителем грязи и поэтому позволяет оценить степень загрязнения атмосферы за несколько месяцев.

Методические указания к взятию проб дождевой воды и снега

Для сбора дождевой воды используют стеклянные приёмники с воронками или обычные стеклянные банки ёмкостью 0,5 или 1 л. Они устанавливаются на открытой площадке на высоте 1 м от земли.

Для взятия проб снега выбирают ровные участки в разных местах микрорайона (рядом с дорогой, в сквере, на территории школы и т. п.).

Пробы берут при помощи специального прибора — весового снегомера. Его можно заменить самодельным снегомером, который представляет собой металлический цилиндр длиной около 1 м. Для последующих расчётов необходимо измерить площадь поперечного сечения цилиндра. В выбранном месте снегомер вертикально вкручивается в снег до земли. Около него расчищается снег и под снегомер подсовывается лопата.

В снежную пробу не должны попадать частицы почвы и растительности. Снег из снегомера вытряхивают в полиэтиленовый пакет. После взятия всех проб пакеты вносятся в тёплое помещение и воду из пакетов переливают в стеклянную посуду.

Цель работы: познакомиться с методикой взятия проб дождевой воды (снега) и выявления в них загрязнителей.

Материал и оборудование: приёмники осадков или снегомеры, универсальная индикаторная бумага, дистиллированная вода, стеклянные сосуды, фильтровальная бумага, предметные стёкла, аналитические весы.

Ход работы:

1. Возьмите в качестве эталона дистиллированную воду. Во время исследования пробы дождевой воды или снега соблюдайте правила, описанные выше. Определите количество выпавших осадков:
   а) для дождя определите количество выпавших осадков в миллиметрах слоя воды, которое высчитывается по формуле:
   $$K = \frac{к \times 10}{S}, \text{ где}$$
   К — количество выпавших осадков, в мм слоя воды;
   к — количество осадков, в мм;
   S — площадь сечения воронки (горлышка банки), в см;
   б) для снега определите высоту снежного покрова (в мм).
2. Определите pH воды. Нанесите каплю исследуемой воды на универсальную индикаторную бумагу, сравните полученный цвет со шкалой pH.
3. Определите прозрачность воды. Налейте пробу воды в химический стакан и рассмотрите на свету. Вода может быть прозрачной, слабо прозрачной, сильно мутной.
4. Определите наличие твёрдых загрязнителей.
   Воду каждой пробы профильтруйте. Фильтр для каждой пробы предварительно взвесьте на аналитических весах с точностью до третьего-четвёртого знака. После фильтрования фильтр надо сложить и высушить, а затем снова его взвесить. Разность между первым и вторым взвешиванием показывает количество твёрдых частиц, выпавших на площадь, равную сечению приёмника воды или снегомера.
   Исходя из площади сечения снегомера или приёмника осадков, подсчитайте количество твёрдых загрязнений, выпавших на 1 м^2 поверхности конкретного участка.
5. Определите наличие растворённых веществ.
   Из каждой пробы нанесите по нескольку капель на предметные стекла. Выпарите воду. По белому налёту на стекле определите наличие растворённых веществ в каждой пробе. Результаты сравните с таковыми по исследованию дистиллированной воды.
6. Проанализируйте результаты всех исследований.
7. Сделайте вывод по результатам работы.

Часть III. Определение химического загрязнения атмосферного воздуха с помощью лишайников (лихеноиндикация)

Лишайники весьма чувствительны к загрязнению среды обитания. На них избирательно действуют прежде всего вещества, увеличивающие кислотность среды (SO_2, HF, HCl, NO_2, O_3).

Особенно лишайники чувствительны к диоксиду серы. Наличие даже незначительного количества этого вещества в воздухе хорошо диагностируется по состоянию лишайников — сначала исчезают кустистые, потом листоватые и, наконец, накипные формы.

Цель работы: провести оценку загрязнённости воздуха по состоянию лишайников.

Материалы и оборудование: лупа, определитель лишайников.

Ход работы:

Работа выполняется в группах.

1. Выберите несколько площадок, на которых будут проводиться исследования (желательно в радиусе 2 км от школы).
2. Составьте карту района с указанием площадок.
3. Отметьте на карте близлежащие ТЭЦ, заводы, другие предприятия, дороги с интенсивным транспортным движением.
4. На каждой площадке осмотрите стволы старых, но здоровых деревьев.
5. Найдите деревья, на стволах которых есть лишайники.
6. На каждом дереве подсчитайте число видов лишайников. Необходимо также определить, к какой экологической группе относятся найденные виды: кустистые, листоватые, накипные.
7. Кроме деревьев, можно исследовать обрастание лишайниками камней, стен домов и т. п.
8. Определите степень загрязнения воздуха, используя простейшую шкалу:

Наличие лишайников	Степень загрязнения воздуха
Встречаются лишайники трёх групп: кустистые, листоватые, накипные	Воздух чистый
Встречаются листоватые и накипные лишайники	Слабое загрязнение
Встречаются только накипные лишайники	Среднее загрязнение
Лишайников нет	Сильное загрязнение

9. Сделайте вывод по результатам работы.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 4 «Изучение экологических ниш разных видов растений»

Цель работы: сформировать умение выявлять факторы и ресурсы среды, необходимые для характеристики экологической ниши организма.

Ход работы:

1. Выберите 2—3 хорошо известных вам вида растений.
2. Опишите экологическую нишу для каждого вида растений, указав не менее четырёх факторов и ресурсов среды (температура, освещённость, влажность, плодородие, место в пищевой цепи и др.).
3. По результатам работы сделайте вывод.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 5 «Описание экосистем своей местности»

Цель работы: описать экосистему как сообщество живых организмов вместе с физической средой их обитания.

Ход работы:

1. Дайте общее описание экосистемы, указав её тип: естественная (лес хвойный (еловый, сосновый), лес смешанный, степь, кустарники (ивняк), болото травянистое и т. д.) или искусственная (агробиоценоз — поле, огород, сад, пастбище и т. д., экосистема населённого пункта — парки, скверы и т. д.).
2. Определите условия окружающей среды экосистемы:
   а) с помощью термометра определите температуру воздуха и почвы в двух-трёх местах;
   б) определите вид почвы, указав её механические свойства (плотность, водопроницаемость, влагоёмкость, аэрацию, теплоёмкость, теплопроводность) и минеральный состав.
3. Определите видовой состав растений:
   а) определяются древесные виды, из них выделяются доминирующие;
   б) определяются травянистые виды, из них выделяются доминирующие.
4. Определите пространственную структуру сообщества: укажите число надземных ярусов, определите виды растений, входящие в различные ярусы.
5. Изучите животный мир сообщества. Определите беспозвоночных и позвоночных животных, обитающих в этой экосистеме.
6. Выявите примеры паразитических и мутуалистических отношений в экосистеме.
7. Составьте примерные схемы пищевых цепей в сообществе.
8. По результатам работы сделайте выводы.

Примечание. Каждая группа докладывает результаты своей работы, которые анализируются учениками класса, и на их основе делается вывод о состоянии окружающей среды в микрорайоне школы.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 6 «Моделирование структур и процессов, происходящих в экосистемах (на примере аквариума)»

Цель работы: научиться выделять структурные элементы экосистемы и анализировать происходящие в ней процессы.

Материал и оборудование: аквариум с живыми обитателями.

Ход работы:

1. Определите, какие организмы живут в аквариуме.
2. Определите, какие экологические факторы и ресурсы характерны для данной искусственной экосистемы. Проанализируйте, насколько они соответствуют требованиям, необходимым для нормальной жизни обитателей аквариума.

3. Составьте схемы всех возможных пищевых цепей в аквариумной экосистеме.
4. Выясните, какие из этих пищевых цепей имеют место в вашем аквариуме.
5. Сравните аквариум с естественным водоёмом. В чём заключается сходство этих экосистем? Чем обусловлены их различия?
6. По результатам работы сделайте вывод.

ЛАБОРАТОРНАЯ РАБОТА № 7 «Оценка антропогенных изменений в природе» (учебно-исследовательский проект)

Цель работы: изучить и оценить экологическое состояние населённого пункта (микрорайона), в котором вы живёте.

Ход работы:

1. Составьте план населённого пункта, микрорайона (он всегда есть у городской, поселковой и районной администрации).
2. Разделите населённый пункт на участки. Закрепите каждый участок за группой тех учащихся, которые будут изучать его экологическое состояние.
3. При обследовании экологического состояния участка необходимо:
   а) выяснить площадь, занимаемую зелёными насаждениями, и видовой состав этих насаждений;
   б) выяснить, в каком состоянии находятся растения; отметить на плане засохшие и суховершинные деревья, а также деревья с дуплами, с обнажённой корневой системой, с ободранной корой, с засохшими ветвями, обломанные и отмершие кустарники;
   в) установить причины повреждений: антропогенные факторы, заболевания растений, повреждение их насекомыми-вредителями;
   г) выявить источники загрязнений, свалки, захламлённые территории;
   д) обследовать водоёмы и водные источники, установить степень их загрязнённости (используйте методику, изложенную в лабораторной работе № 3, часть I);
   е) определить степень загрязнения атмосферы (используйте методику, изложенную в лабораторной работе № 3, часть III).
4. На основании обобщения полученных результатов составьте экологическую карту населённого пункта. Сформулируйте предложения, направленные на улучшение состояния окружающей среды (если это необходимо).
5. Познакомьте с результатами ваших исследований администрацию и общественность населённого пункта.

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

Оглавление





Учебник имеет электронную форму

Дополнительные материалы к учебнику размещены в электронном каталоге издательства **«Просвещение»** на интернет-ресурсе **www.prosv.ru**

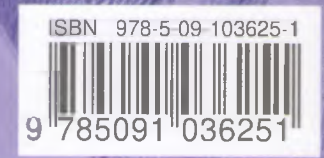
БАЗОВЫЙ УРОВЕНЬ

Завершённая предметная линия учебников по биологии для 10—11 классов общеобразовательных организаций под редакцией В. В. Пасечника «Линия жизни»:

- В. В. Пасечник, А. А. Каменский, А. М. Рубцов и др. Биология. 10 класс
- **В. В. Пасечник, А. А. Каменский, А. М. Рубцов и др. Биология. 11 класс**

Учебно-методический комплект по биологии для 11 класса:

- Рабочие программы
- **Учебник**
- Поурочные разработки



ПРОСВЕЩЕНИЕ
ИЗДАТЕЛЬСТВО
www.prosv.ru

